NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. Léon GUIGNARD

PROFESSEUR A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

PARIS

LIBRAIRIE G. MASSON

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1895

TITRES ET FONCTIONS

1876-1882. Interne en Pharmacie des Hôpitaux de Paris.

Lauréat de l'Internat : 1er prix, médaille d'argent, 1878 ; 1er prix, médaille d'or, 1880.

1878. Aide de Clinique de la Faculté de Médecine de Paris.

1879-1883. Chef du Laboratoire (travaux chimiques) de la même Faculté à l'Hôpital de la Pitié.

1882. Docteur ès sciences naturelles ; Paris.

1882. Pharmacien (Diplôme supérieur) ; Paris.
Lauréat de l'École supérieure de Pharmacie.

1882-1883. Préparateur de Botanique au Laboratoire des Hautes-Études du Muséum (Chaire d'anatomie et de physiologie).

1883. Chargé des fonctions d'Aide-naturaliste au Muséum.

1883-1887. Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lyon.

1884-1887. Directeur du Jardin botanique, des serres, herbiers et cultures de la Ville de Lyon au parc de la Tête-d'Or.

Professeur municipal de Botanique appliquée.

1887. Professeur de Botanique générale à l'École supérieure de Pharmacie de Paris.

Directeur des Travaux pratiques de Micrographie.

Lauréat de l'Institut : prix Bordin, 1891.

Lauréat de l'Académie de Médecine : prix Buignet, 1894.

Président de la Société Botanique de France, 1894.

Vice-Président de la Société de Biologie, 1894.

Présenté, en mars 1885, en 2e ligne, par la Section de Botanique de l'Institut, pour le titre de *Correspondant de l'Académie des Sciences.*

APERÇU GÉNÉRAL

Il me semble utile de faire connaître, au début de cette Notice, le point de départ et l'objet des principaux travaux dont elle contient le résumé.

La plupart d'entre eux se rapportent à des questions d'un intérêt général pour la Biologie : telles sont, notamment, les recherches par lesquelles j'ai débuté et que je poursuis depuis quinze ans sur la Cellule. L'enchaînement des idées et des faits m'a conduit à étudier d'abord l'origine et la structure de cet élément fondamental. Les organes reproducteurs présentant à cet égard une grande importance, j'en ai suivi le développement et montré les caractères. Leur connaissance m'a permis d'aborder l'observation approfondie des phénomènes de la fécondation, d'où résulte la formation de la première cellule de l'organisme. Vient ensuite l'étude de l'embryogénie, qui se rattache directement à la fécondation et qui comprend l'accroissement de l'embryon lui-même et celui des parties accessoires avec lesquelles il concourt à former la graine. Ces recherches embrassent donc, en somme, au point de vue de l'origine et de la formation des tissus et des organes, le cycle complet du développement des végétaux supérieurs. J'ai tenu à en comparer les phénomènes essentiels dans le règne végétal et dans le règne animal.

Mes autres travaux portent sur des sujets variés, tels que les organes de sécrétion, les principes actifs de certaines Familles végétales, la Bactériologie, etc., dont l'étude m'a fourni des données nouvelles et intéressantes.

La cellule.
(Nos 1-20.)

I. — La cellule, véritable organisme élémentaire, se multiplie par division, et ce phénomène domine la genèse, l'accroissement et la conservation de tout être vivant. Or, la division de la cellule n'est le plus souvent que le dernier épisode de la division du noyau qu'elle renferme : d'où l'intérêt tout particulier de l'étude du noyau, qui représente l'organe le plus hautement différencié et le plus important de la cellule.

La division du noyau lui-même se produit avec le concours du protoplasme, dans lequel j'ai découvert, chez les plantes, des éléments spéciaux qui jouent un rôle important dans le phénomène : ce sont les « sphères directrices », connues chez les animaux sous le nom de « sphères attractives ».

A l'époque où j'ai commencé mes recherches, on venait de reconnaître que la multiplication cellulaire, aussi bien chez les plantes que chez les animaux, s'accompagne de phénomènes complexes qui se manifestent principalement dans le noyau. L'importance du sujet était encore augmentée par ce fait, que l'existence du noyau semblait déjà absolument générale dans tous les groupes d'organismes.

Mais ces phénomènes étaient diversement interprétés. Deux observateurs, passés maîtres en cytologie, M. Flemming et M. Strasburger, se trouvaient en désaccord sur la plupart des points touchant la structure et la division du noyau. Le premier avait étudié, à peu près exclusivement, les tissus animaux; le second avait observé à la fois ceux des animaux et des plantes. L'un et l'autre s'efforçaient d'établir un schéma général; mais chacun d'eux proposait une explication différente.

J'ai repris cette étude dans son ensemble et tranché le différend, en montrant que les résultats de M. Strasburger n'étaient pas plus fondés pour les plantes que pour les animaux. D'autre part, si les faits observés par M. Flemming étaient exacts, ils ne suffisaient pas pour rendre compte de la complexité des phénomènes observés. J'ai montré la raison d'être de cette complexité. Les figures qui accompagnent le résumé de mes observations permettront, j'espère, de comprendre et de suivre facilement les divers stades de la division nucléaire.

Les organes reproducteurs. (**N**os **20-30.**)

II. — La connaissance précise de la eonstitution des éléments reprodueteurs est l'introduetion nécessaire à l'étude des phénomènes de la féeondation. Il importe done de savoir eomment lcs cellules mâles et femelles se développent dans lcs organes spéeiaux où elles se forment et eomment elles se différeneient par rapport aux eellules purement végétatives.

Mes reeherches ont dû porter sur les Cryptogames et sur les Phanérogames. Chez les premières, il fallait surtout étudier le corps reproducteur mâle, appelé anthérozoïde, afin de savoir de quelle partie de sa cellule mère il tire son origine et quelle est sa structure définitive. Chez lcs seeondes, c'était prineipalement l'organe femelle ou sae embryonnaire, dont le mode de formation était controversé au moment où j'en ai repris l'étude. La question présentait un double intérêt, au point de vue de la nature des faits eux-mêmes et au point de vue des homologies qui devaient exister, sous ce rapport, entre les Cryptogames et les Phanérogames. Mes observations ont définitivement établi, ehez les Dialypétales et lcs Gamopétales, l'origine, le mode de développement, la structure et la nature morphologique de cet organe.

Dans le même ordre de reeherehes, un intérêt particulier s'attache à la connaissanee des organes reprodueteurs des hybrides dont la stérilité varie à des degrés divers. J'ai précisé les causes de cette stérilité dans l'organe mâle et dans l'organe femelle.

La fécondation et l'hérédité. (**N**os **31-39.**)

III. — Les reeherehes précédentes m'ont conduit naturellement à étudier la féeondation. Je crois pouvoir dire que mes résultats ont éclairé d'un jour nouveau l'histoire de cet important phénomène.

Comment concevoir que deux partieules aussi minimes que les éléments sexuels qui interviennent, chez les animaux et chez les plantes, dans l'aete de la fécondation, puissent résumer en leurs innombrables détails les êtres les plus compliqués et renfermer, non seulement les earactères des parents immédiats, mais eneore eeux d'une longue lignée d'ancêtres? Ce problème est assurément l'un des plus difficiles qu'on puisse reneontrer dans les scienees biologiques.

L'hérédité étant sous la dépendanee de la eonstitution physico-chimique

des éléments sexuels, il importait d'abord de connaître leur structure intime et de savoir en quoi consistent les caractères de la sexualité. Il fallait ensuite examiner comment ils s'unissent pour constituer la première cellule de l'embryon.

Ces deux questions capitales se trouvent aujourd'hui résolues par mes observations.

En premier lieu, j'ai établi que les noyaux des éléments sexuels mâle et femelle, comparés aux noyaux des cellules végétatives ordinaires, ne sont que des demi-noyaux, qui se forment d'une façon spéciale et deviennent incapables, isolément, de tout développement ultérieur : leur énergie potentielle n'apparaîtra que lorsqu'ils se seront unis l'un à l'autre.

En second lieu, j'ai montré que, contrairement à ce que l'on croyait auparavant, la fécondation ne consiste pas simplement dans l'union de ces deux noyaux, mais encore dans la fusion simultanée des sphères directrices qui accompagnent chacun d'eux, et dont l'existence a été démontrée par mes observations, aussi bien dans les éléments sexuels que dans les cellules purement végétatives. Or, les sphères étant de nature protoplasmique, la fécondation ne peut plus être considérée comme un phénomène exclusivement nucléaire. Les noyaux et les sphères représentent le substratum anatomique, matériel, des propriétés héréditaires.

J'ai exposé, dans divers Mémoires, les faits multiples qui se rattachent à cette étude et les conséquences qui en découlent au point de vue de la fécondation et de l'hérédité.

L'embryogénie. (**Nos 40-44.**)

IV. — Inaugurée sous l'impulsion des nombreux travaux dont l'embryologie animale était l'objet depuis le commencement du siècle, l'étude de l'embryon végétal n'avait donné lieu qu'à un petit nombre de recherches. Il ne semblait pas, en effet, qu'elle pût fournir, en dehors du caractère essentiel qui sert à distinguer les Monocotylédones et les Dicotylédones, des données utiles pour la subdivision de ces deux classes de Phanérogames. En 1870, un travail de Hanstein parut confirmer cette prévision et montrer que la différenciation des tissus et des organes présente, dans chacune de ces deux classes considérée

isolément, la plus grande uniformité. Les lois formulées par cet anatomiste devinrent aussitôt classiques.

Toutefois, on ne tarda pas à soupçonner que ces lois étaient beaucoup trop générales et trop hâtives, et bientôt on s'aperçut que, dans les plantes mêmes étudiées par Hanstein, le développement n'offre pas les caractères signalés par l'auteur.

D'autre part, l'embryogénie, considérée à un point de vue général, ne comporte pas seulement l'étude des différenciations anatomiques, elle embrasse également l'examen d'un certain nombre de phénomènes physiologiques, tels que la nutrition de l'embryon et le jeu des organes à l'aide desquels elle s'effectue. Mais l'absence si fréquente d'appareils nettement spécialisés et la simplicité relative de l'organisation, chez les plantes, avaient fait laisser dans l'ombre ce côté de la question.

Ces considérations ont été le point de départ de mes recherches. Au point de vue morphologique, j'ai établi que les prétendues lois de Hanstein, touchant l'origine des tissus et des organes, sont pour la plupart sans fondement. Au point de vue physiologique, j'ai montré qu'il existe souvent un organe accessoire, une sorte de placenta, chargé spécialement de transmettre à l'embryon, pendant son jeune âge, les substances nutritives dont il a besoin. Mes observations font connaître également jusqu'à quel point et dans quelle mesure les caractères embryologiques peuvent servir à la classification.

V. — A l'embryogénie proprement dite se rattache le développement des parties de l'ovule qui entourent l'embryon et s'accroissent en même temps que lui, après la fécondation, pour former la graine. *La graine.* (N°s 45-47.)

La graine, à la maturité, avait été l'objet de nombreux travaux histologiques, en raison de l'intérêt qu'elle présente à tant d'égards. Mais, à cette période finale du développement, l'étude anatomique ne peut fournir de renseignements précis sur l'origine des parties extérieures à l'embryon, par suite des transformations très variées qui s'accomplissent dans les tissus primitifs de l'ovule.

L'insuffisance de nos connaissances sur la structure adulte de beaucoup de

graines, les inexactitudes manifestes qu'on pouvait remarquer, même dans les recherches les plus récentes qui avaient eu pour objet d'élucider l'origine des téguments séminaux, appelaient de nouvelles observations.

J'ai donc suivi pas à pas, à partir de la fécondation, la transformation de l'ovule en graine, en choisissant, parmi les Dialypétales et les Gamopétales, les familles les plus propres à donner une vue d'ensemble sur les divers points que comporte cette étude. J'ai pu ainsi rectifier bien des erreurs et mettre en évidence des faits nouveaux et intéressants, au point de vue de l'origine, de la structure et du rôle anatomique ou physiologique des tissus constitutifs de la graine.

Les organes sécréteurs. (N^os **48-54**.)

VI. — Les organes de sécrétion présentent un intérêt spécial, en particulier sous le rapport des caractères qu'ils peuvent fournir pour la classification et des usages de leurs produits nombreux et divers. Le nombre considérable des observations dont ils ont été l'objet, au point de vue morphologique, ne semblait guère laisser aux recherches ultérieures que la constatation de quelques faits de détail.

J'ai pourtant signalé, chez certains arbres à baume de la famille des Légumineuses, la présence d'un appareil sécréteur tout spécial, dont les caractéres et le mode de formation avaient été complètement méconnus.

C'est un système plus curieux encore qui sécrète l'abondant mucilage des Algues marines du groupe des Laminariacées. Aprés l'avoir étudié dans les conditions les plus favorables, j'en ai cherché la répartition dans les représentants de ce groupe, afin de montrer comment elle peut servir à la détermination, parfois difficile, des espèces provenant des différentes mers du globe.

Les principes actifs. (N^os **55-67**.)

VII. — On sait depuis longtemps que certains composés chimiques d'origine végétale ne préexistent pas dans la plante et ne se forment que dans des conditions déterminées. C'est ainsi que l'acide cyanhydrique fourni par les amandes amères, ainsi que les essences des Crucifères, telles que celle de la Moutarde, résultent de l'action de ferments spéciaux sur divers glucosides, en présence de l'eau.

Mais le ferment et le glucoside sont-ils contenus dans la même cellule, comme le supposent les auteurs les plus compétents en physiologie végétale, ou bien ne seraient-ils pas localisés, au contraire, dans des éléments histologiques différents? La question était restée sans réponse, parce que l'on n'avait pas de réactions susceptibles de caractériser, sous le microscope, un ferment et un glucoside. Il y avait lieu d'espérer que, si l'on parvenait à la résoudre, un chapitre nouveau et des plus intéressants s'ouvrirait pour la physiologie végétale, en même temps que pour les études de botanique médicale. Si nous ignorons encore la nature des ferments solubles ou diastases, nous sommes du moins autorisés à penser que leur rôle dans les phénomènes de la nutrition n'est pas moins important chez les plantes que chez les animaux : « La physiologie, a dit Claude Bernard, est une, et les mêmes actions résultent des mêmes causes ».

D'autre part, on ne saurait méconnaître aujourd'hui l'intérêt qui s'attache à ce genre d'études et à tout ce qui touche de près ou de loin à la connaissance des corps doués d'une action spécifique, qu'il s'agisse des produits fabriqués par la cellule d'une plante supérieure ou d'un animal, ou par la cellule microbienne.

Grâce à mes recherches, entièrement nouvelles, la question a fait maintenant un pas considérable en ce qui concerne les diastases végétales. Par des méthodes spéciales, je suis parvenu, en effet, à démontrer l'existence et à préciser la localisation de ces substances et même celle des glucosides, non seulement dans les plantes où leur présence était connue, telles que les Amygdalées et les Crucifères, mais aussi dans d'autres familles végétales où elle n'était pas soupçonnée.

VIII. — Les Bactéries, dont l'histoire naturelle est du domaine de la Botanique, m'ont fourni le sujet de divers travaux. Les plus intéressants se rapportent à la question tant discutée du polymorphisme de ces êtres inférieurs. *La Bactériologie.* (Nos 67-74.)

A la fixité de la forme que F. Cohn avait prise pour base de sa classification des Bactéries, plusieurs auteurs, sans admettre pourtant le polymorphisme à outrance de Nægeli et de Billroth, qui conduisait à la négation de l'espèce,

opposaient la variabilité de la forme suivant les milieux. M. Zopf, ayant cru observer chez quelques Bactéries des stades de développement rappelant les formes qui avaient servi à caractériser les genres de F. Cohn, en concluait que ces genres ne sont que des stades, des formes de végétation d'espèces polymorphes. Malheureusement, les méthodes d'observation de M. Zopf étaient loin d'offrir des garanties suffisantes, et il semblait manifeste qu'il avait rapporté à une même espèce des formes appartenant à des êtres différents.

D'autre part, il est non moins certain qu'on remarque souvent, dans des cultures absolument pures, des changements de forme parfois assez notables, occasionnés vraisemblablement par les modifications du milieu de culture ou par l'âge du microbe.

Il y avait par conséquent un double intérêt, théorique et pratique, à demander à l'expérience jusqu'à quel point la forme peut varier sous l'influence des agents extérieurs, en particulier des substances chimiques et antiseptiques.

Nous avons constaté que, dans ces conditions, on peut faire prendre à volonté, à certains microbes, presque toutes les formes connues chez les Bactéries. Mais, chose importante, quand on replace ces formes diverses dans les conditions normales, elles finissent toujours par reprendre les caractères typiques de l'espèce à laquelle elles appartiennent.

Une telle variabilité, d'origine expérimentale, n'avait pas encore été constatée. Elle est intéressante à connaître, d'abord parce qu'elle montre que, sous l'influence de conditions anormales, certaines espèces microbiennes sont réellement douées d'une grande plasticité, ensuite parce que le retour des conditions normales de culture s'accompagne du retour de l'organisme à sa forme ordinaire caractéristique. C'est en vain que, depuis nos observations, quelques auteurs ont tenté de fixer d'une façon définitive une forme obtenue artificiellement. On peut donc conclure que l'espèce, au point de vue morphologique, n'est pas moins fixe chez les Bactéries que chez les organismes plus élevés.

Varia. (**Nos 75-88.**)

IX. — Le dernier Chapitre de cette Notice contient quelques recherches sur des sujets divers, qui ne rentrent pas dans le cadre des travaux originaux dont je viens de donner un aperçu.

CHAPITRE I

TRAVAUX SUR LA CELLULE

Dans ce Chapitre, je résume séparément les faits qui concernent, d'abord la structure et la division du noyau, ensuite les sphères directrices et leur rôle dans le phénomène de la division.

I — STRUCTURE ET DIVISION DU NOYAU CELLULAIRE

1. — **Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 10 septembre 1883).

2. — **Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XVII, p. 1. Mémoire avec 5 planches et 157 figures, 1884).

3. — **Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 25 juillet 1884).

4. — **Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XX, p. 310. Mémoire avec 4 planches et 84 figures, 1885).

Le noyau cellulaire se compose de quatre parties : 1° une membrane d'enveloppe mince et réfringente ; 2° un ou plusieurs corpuscules arrondis et relativement gros, les nucléoles ; 3° un filament dont les replis sont anastomosés en

réseau à mailles plus ou moins distinctes; 4° un suc nucléaire amorphe, remplissant les interstices laissés par les corps figurés. — Le filament représente la partie essentielle du noyau; il est formé d'une substance albuminoïde homogène qui renferme, disposées en série, des granulations plus réfringentes, caractérisées par la présence de la *nucléine* et par la propriété de fixer énergiquement certaines matières colorantes, d'où le nom de *granulations chromatiques*, ou de *chromatine*, sous lequel on les désigne ordinairement.

La bipartition ordinaire du noyau, qui précède celle de la cellule, est caractérisée surtout par les métamorphoses qui portent sur le filament et les granulations chromatiques et se succèdent toujours dans un ordre déterminé. En même temps, le protoplasme de la cellule offre des changements particuliers; son intervention dans le phénomène a fait désigner le mode normal de la bipartition nucléaire sous le nom de « division indirecte », tandis que la « division directe », ou « fragmentation », s'effectue sans métamorphoses spéciales des éléments chromatiques ni changements apparents dans le protoplasme.

La division indirecte, appelée aussi « karyokinèse », paraissait offrir la même complexité dans les tissus des plantes et dans ceux des animaux; son étude présentait par conséquent l'intérêt général des questions qui touchent à l'origine et au développement des êtres vivants.

Parmi les points les plus controversés se trouvait, avant mes recherches, le mode de bipartition de la substance du filament nucléaire; la complexité des phénomènes qui caractérisent cette bipartition n'avait pas reçu d'explication satisfaisante.

Outre ce point spécial, dont la solution présentait un haut intérêt, car il représente le fait capital de la division nucléaire, beaucoup d'autres questions restaient encore douteuses ou controversées, par exemple : la structure de la charpente chromatique du noyau au repos, la composition et le rôle des nucléoles, la nature de la membrane cellulaire, l'origine du fuseau achromatique, le mode de transport des segments secondaires vers les pôles, les métamorphoses de ces segments pendant la formation des nouveaux noyaux, le rôle du cytoplasme dans tous ces phénomènes, etc., etc.

En entreprenant d'élucider ces diverses questions, j'ai d'abord répété les observations de mes devanciers, puis élargi le champ de mes recherches en étudiant, à l'aide de procédés techniques très variés, un grand nombre de tissus d'origine et de nature différente (cellules-mères de pollen, albumen, ovules, organes végétatifs de Liliacées, Colchicées, Amaryllidées, Commélynées, Renonculacées, Malvacées, etc.).

Les résultats généraux comprennent à la fois la structure du noyau considéré à l'état de repos et les phases successives de sa bipartition. En voici un aperçu :

A. — Constitution générale du noyau.

1° La masse chromatique offre généralement l'aspect d'un réseau, formé par accolement des replis d'un filament, lui-même composé d'une substance fondamentale achromatique (hyaloplasme nucléaire) et de granulations chromatiques, de grosseur variable, renfermant la nucléine. Ces granulations sont disposées en une série simple et plus ou moins rapprochées les unes des autres, dans la substance fondamentale achromatique. Le réseau présente souvent, au point d'inflexion et d'accolement des replis du filament, des nodosités plus épaisses, auxquelles est dû l'aspect granuleux du noyau.

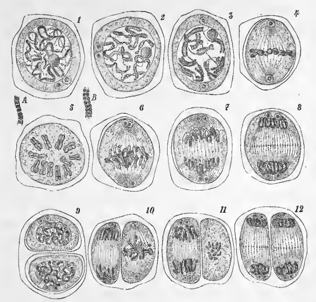
2° Le nucléole unique ou les nucléoles multiples, de nature albuminoïde, sont libres ou accolés aux replis du réseau et se distinguent par des réactions microchimiques spéciales. Ce sont des organes de réserve qui se résorbent pendant les premières phases de la division, pour réapparaître dans les nouveaux noyaux.

3° Le suc nucléaire, amorphe, tient en dissolution des substances albuminoïdes auxquelles il doit parfois la propriété de prendre, même pendant l'état de repos du noyau, une légère coloration par certains réactifs.

4° La membrane nucléaire est formée par une assise simple de très fines granulations étroitement accolées, offrant les mêmes réactions colorées que le cytoplasme ambiant.

B. — Division du noyau.

La succession des métamorphoses qui caractérisent la division indirecte, ou karyokinèse, s'est montrée essentiellement la même dans tous les cas où le



Division nucléaire dans une cellule-mère pollinique du Lis.

nombre et la grosseur des éléments chromatiques en ont permis l'étude détaillée. Bien que les divers stades de la division présentent entre eux des transitions insensibles et que, selon les cas, plusieurs phénomènes apparaissent

un peu plus tôt ou plus tard, on peut donner le schéma général suivant, à partir du moment où se manifestent les premiers symptômes de la division. (Voir Fig. 1-12, page 16, et Fig. 1-8, page 49.)

1° **Peloton du noyau-mère.** — Le filament chromatique se contracte, ses replis perdent leur adhérence et s'épaississent en prenant l'aspect d'un peloton, puis les nucléoles se résorbent. Au lieu de l'*unique série* de granulations chromatiques observée au début dans le filament nucléaire, on y remarque bientôt *deux séries parallèles* accolées (Fig. A et B).

2° **Segmentation du filament.** — Le filament se coupe en tronçons ou segments, dont le nombre est fixe dans certains tissus. Ces segments offrent un aspect rubané, dû à l'existence des deux rangées parallèles de granulations chromatiques, devenues bien distinctes dans leur substratum achromatique. Bientôt, la contraction continuant à s'effectuer dans chaque segment, les granulations se soudent et se confondent plus ou moins dans chaque série; mais les deux séries parallèles restent ordinairement reconnaissables dans chacun des segments. La membrane nucléaire disparaît.

3° **Plaque (ou étoile) nucléaire.** — Le cytoplasme ambiant pénètre dans la cavité du noyau et forme les *fils achromatiques du fuseau*, sur lesquels les segments chromatiques s'orientent à l'équateur, en rayonnant autour du centre de figure, sous forme de plaque ou d'étoile. Dans certains cas, le nombre de ces fils paraît constant et égal à celui des segments chromatiques. Aux deux pôles du fuseau, on observe, chez certaines plantes, deux asters analogues à ceux qu'on avait déjà signalés, à un stade antérieur, dans les cellules animales, où ils constituent l' « amphiaster » (Voir surtout Fig. page 49).

4° **Dédoublement longitudinal et séparation des segments chromatiques** — Dans chaque segment chromatique, les deux séries de granulations accolées suivant leur longueur se séparent l'une de l'autre, d'abord à l'extrémité la plus voisine du centre de figure. Ces deux segments secondaires *glissent en sens inverse* sur les fils du fuseau, dans la direction des pôles, et s'isolent ainsi complètement l'un de l'autre en s'étirant plus ou moins. Les fils du fuseau sont continus et

persistent d'un pôle à l'autre, tout au moins jusqu'à la fin de la division nucléaire.

5° *Étoile des noyaux-filles.* — Après leur séparation et leur transport, les segments secondaires forment une figure rayonnante à chaque pôle. Quand la division de la cellule doit suivre celle du noyau, et c'est le cas ordinaire, de nouveaux fils cytoplasmiques se produisent entre les ébauches des deux noyaux et forment bientôt le « tonneau nucléaire », à l'équateur duquel apparaîtra la « plaque cellulaire », origine de la cloison qui séparera les deux nouvelles cellules (Fig. 8 et 12, page 16).

6° *Peloton des noyaux-filles.* — Arrivés aux pôles, les segments chromatiques se contractent et s'incurvent, d'abord à leur extrémité voisine du pôle, puis à l'extrémité opposée. A cette contraction succède la reconstitution du filament chromatique, dont les granulations redeviennent bientôt distinctes. Un ou plusieurs nucléoles apparaissent après la formation de la membrane nucléaire. Le nouveau noyau revêt ensuite son aspect caractéristique et définitif.

Pendant la succession de ces divers stades de la division, les sphères directrices, qui occupent les pôles du fuseau nucléaire, subissent elles-mêmes une bipartition. Il en sera question dans la seconde partie de ce Chapitre.

Tels sont les principaux faits dont j'ai démontré l'existence chez les Végétaux. Plusieurs d'entre eux, il est vrai, avaient déjà été aperçus, mais ils n'étaient pas suffisamment connus dans les détails. Le plus important et le plus discuté, à savoir le *dédoublement longitudinal* des segments chromatiques de la plaque nucléaire et le *transport en sens inverse* des deux moitiés de chacun d'eux vers les pôles, était désormais établi.

Avant mes observations, M. Flemming avait bien constaté ce dédoublement des segments primaires dans les noyaux du Triton et de la Salamandre, mais il n'avait pas montré que les deux segments secondaires, qui résultent de la scission longitudinale d'un segment primaire, se rendent chacun en sens inverse aux pôles du fuseau. D'autre part, M. Strasburger niait formellement

l'existence de ce dédoublement, non seulement chez les plantes, mais encore dans les exemples mêmes étudiés par M. Flemming; il affirmait que les segments primaires subissent simplement, au stade de la plaque nucléaire, une *seconde partition transversale*. Le résultat final était bien le même, quant au nombre des segments secondaires formés aux dépens des segments primaires, mais le mode de division et les conséquences du phénomène différaient complètement.

Or, *ce dédoublement longitudinal, avec ses conséquences, permet seul de concevoir la raison de la complexité des phénomènes qui caractérisent la division indirecte*. Si, en effet, les segments primaires se coupaient simplement en travers au stade de la plaque nucléaire, on comprend sans peine que leurs deux tronçons seraient rarement égaux, d'où résulterait une inégalité dans la répartition de la substance chromatique entre les deux nouveaux noyaux. Le dédoublement longitudinal assure, au contraire, l'*égalité* de cette répartition, quelle que soit la longueur relative des segments primitifs.

Par là se trouvait établie l'analogie de la division nucléaire chez les animaux et les plantes. Renonçant à sa manière de voir, M. Strasburger a complété lui-même la démonstration. A d'autres égards, je crois avoir pénétré beaucoup plus avant que mes prédécesseurs dans les détails de tous ces phénomènes, d'un intérêt primordial pour la biologie cellulaire.

Cette série de recherches, dont je me borne à rappeler ici les résultats essentiels, a mis fin au désaccord qui régnait entre botanistes et zoologistes. Confirmés, je puis le dire, jusque dans les détails, ces résultats ont pris place, avec les nombreuses figures publiées à l'appui, dans les ouvrages classiques en France et à l'étranger (Duchartre, *Éléments de Botanique*; van Tieghem, *Traité de Botanique*; Sappey, *Traité d'Anatomie générale*, etc...; Schenk, *Handbuch der Botanik*, etc.).

En raison de son intérêt général, la question a été donnée et exposée comme sujet de thèse aux concours d'agrégation d'histoire naturelle pour les Écoles de Pharmacie (Courchet, *Du Noyau dans les cellules végétales et animales*, 1884) et des sciences anatomiques et physiologiques pour les Facultés de Médecine (Gilis, *Prolifération de la cellule par karyokinèse*, 1886).

5. — **Sur quelques phénomènes de la division du noyau cellulaire** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 3 mai 1886).

Dans cette question, abordée par nombre d'observateurs, j'ai dû souvent discuter telle ou telle opinion et répondre à des assertions contradictoires. La présente Note contient précisément une réfutation des idées émises par M. Degagny, sur divers points concernant la constitution et la division du noyau. J'y montre la nécessité de recourir, dans une étude aussi délicate, à des méthodes appropriées, si l'on ne veut pas s'exposer à tomber dans des erreurs semblables à celles que cet observateur énonce dans le passage suivant : « La substance colorable, la nucléine, qui forme la base des matières chromatiques du filament nucléaire, *disparaît progressivement* des filaments reformés dans les jeunes noyaux, au fur et à mesure que la zone équatoriale devient colorable. Cette dissolution de nucléine... n'est pas la seule qui se fasse pendant les diverses phases de la division ». Les réactions différentielles de la nucléine et des autres substances qui appartiennent, soit au noyau, soit au cytoplasme, n'appuient en aucune façon cette manière de voir.

6. — **Observations sur une communication de M. Degagny** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 22 juillet 1887).

Dans ce travail, j'expose les raisons pour lesquelles il était permis de penser que certains phénomènes décrits chez diverses plantes par M. Degagny, à propos de la structure et de la métamorphose du noyau cellulaire pendant la division, devaient être rapportés à une technique défectueuse. J'indique en même temps les résultats tout différents auxquels on arrive, par l'emploi de réactifs appropriés, dans l'étude des mêmes phénomènes observés chez les mêmes plantes.

7. — **Quelques remarques au sujet d'un récent travail de MM. Édouard Van Beneden et Van Neyt sur l'Ascaris megalocephala** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 25 novembre 1887).

8. — **A M. Van Beneden fils, au sujet de ses découvertes sur la division nucléaire** (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 3 janvier 1890).

9. — **Réponse à la dernière Note de M. Van Beneden** (*Ibidem*, 1er mars 1890).

Je réfute, dans ces Notes, une revendication de priorité élevée assez tardivement par M. Édouard Van Beneden à propos de l'un des faits les plus intéressants de la division nucléaire. Il suffit de consulter les textes et les dates de mes Mémoires pour reconnaître l'antériorité de mes résultats, admise d'ailleurs aussi bien à l'étranger qu'en France.

10. — **Observations sur la structure et la division du noyau dans les cellules-mères du pollen des Cycadées** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 12 avril 1889).

11. — **Observations sur le pollen des Cycadées** (*Journal de Botanique*, p. 222-238, avec 1 planche et 25 figures).

Les résultats que m'a fournis l'étude du développement du pollen des Cycadées (*Zamia, Cycas, Ceratozamia*) se rapportent à trois questions différentes : 1° la structure de la charpente chromatique du noyau pendant l'état de repos, sur laquelle botanistes et zoologistes partageaient des idées opposées; 2° le mode de bipartition des segments chromatiques ou chromosomes, lequel, d'après M. Juranyi, ne rentrerait pas dans la règle générale; 3° le nombre de ces chromosomes dans les noyaux sexuels comparés aux noyaux végétatifs.

I. — A la suite des observations de M. Rabl, la plupart des zoologistes inclinaient à penser que la charpente chromatique d'un noyau au repos n'est pas représentée, comme d'autres le supposaient et comme je l'avais admis dans mes recherches antérieures, par un filament continu et pelotonné, dont les replis s'accolent pour former une masse d'aspect réticulé, mais par des chromosomes indépendants, conservant leur autonomie à toutes les périodes de la vie nucléaire. De même, en dissociant par certains réactifs cette charpente

chromatique, M. Strasburger croyait avoir montré que la même autonomie existe aussi chez les plantes.

Cette opinion semblait, au premier abord, beaucoup plus rationnelle que celle qui consiste à admettre l'existence d'un filament unique. Dans le premier cas, en effet, les chromosomes préexistants n'auraient qu'à subir une contraction pour apparaître nettement distincts au moment de la division nucléaire; dans le second cas, au contraire, il faut d'abord que le filament se coupe en segments avant la contraction; en outre, au dernier stade de la division, il est nécessaire qu'ils se soudent pour reformer un filament unique. Une autre raison venait encore appuyer la manière de voir de M. Rabl et de M. Strasburger : c'est la fixité du nombre des chromosomes dans certains noyaux en division, plus difficile à concevoir dans l'hypothèse d'un filament unique.

Grâce à un procédé de fixation particulier des noyaux au repos dans le *Ceratozamia*, j'ai constaté que l'opinion la plus vraisemblable n'est pourtant pas conforme à la réalité; les segments chromatiques ne conservent pas leur autonomie dans le noyau à l'état de repos; ils forment un filament continu qui se coupe en segments quand le noyau entre en division, pour se reconstituer quand il rentre dans l'état de repos.

II. — M. Juranyi admettait que ces segments, chez le *Ceratozamia*, ne subissent pas le dédoublement longitudinal au stade de la plaque nucléaire, conformément à la loi générale, mais seulement après leur transport et leur arrivée aux pôles du fuseau. M. Heuser avait décrit une semblable exception dans les cellules mères polliniques du *Tradescantia*; mais j'avais montré qu'il n'en est pas ainsi, et M. Strasburger venait de confirmer mes résultats. D'autre part, on savait pourtant d'une façon certaine, depuis les recherches de M. Flemming, que les spermatocytes de la Salamandre peuvent présenter, à côté de la karyokinèse normale, une modification caractérisée surtout par ce dédoublement tardif, que le savant zoologiste désignait sous le nom de « division hétérotypique ». Il y avait donc lieu d'examiner si l'opinion de M. Juranyi était exacte pour le *Ceratozamia* et d'autres Cycadées.

Or, j'ai constaté que cette opinion n'est pas fondée. Les Cycadées, comme le

Tradescantia, rentrent dans la règle générale établie par mes recherches antérieures sur la karyokinèse.

III. — Mes observations sur les Phanérogames m'avaient déjà permis de faire une remarque importante, à savoir que les noyaux des cellules polliniques possèdent un nombre fixe de chromosomes (par exemple 12 dans beaucoup de Liliacées, 16 chez les Orchidées, etc.). Or, il en est de même chez le *Ceratozamia mexicana*, où l'on en compte 8, tandis qu'il y en a 16 dans les noyaux végétatifs de cette espèce, résultat analogue à ceux que j'aurai à mentionner dans le Chapitre sur la constitution générale des noyaux sexuels.

A ce point de vue, l'étude des Cycadées n'est pas sans intérêt, car elle montre que les mêmes faits se rencontrent aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes.

Quant au premier point envisagé dans ce travail, celui de l'autonomie des chromosomes dans le noyau à l'état de repos, j'ajouterai que des observations ultérieures sur d'autres plantes m'ont démontré qu'il existe des cas où cette autonomie est également inadmissible. D'ailleurs, depuis la publication de ces recherches, plusieurs zoologistes ont changé d'avis à cet égard, et mes arguments, fondés sur des observations variées, ont conduit également M. Strasburger à revenir sur son opinion et à se ranger à ma manière de voir (*Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgange*, etc., 1892).

12. — Sur la pluralité des noyaux dans le suspenseur embryonnaire de quelques plantes (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 25 juin 1880).

Jusqu'à la fin de 1879, on admettait, comme fait général et classique, que toute cellule ne contient qu'un noyau et que la division de ce dernier est le prélude de la division prochaine et nécessaire du protoplasme lui-même; de sorte que les deux nouveaux noyaux pouvaient être considérés comme n'appartenant déjà plus, pour ainsi dire, à une seule et même cellule.

Cette opinion paraissait si bien établie, que M. Strasburger, discutant alors

la nature de corps hémisphériques incolores qu'il avait observés dans certaines Algues (*Cladophora*), pensait que « le nombre multiple de ces masses protoplasmiques dans chaque cellule suffit pour prouver que ce ne sont pas des noyaux ». Quelques cas de pluralité nucléaire venaient pourtant d'être aperçus dans d'autres Algues, dans les laticifères des Euphorbiacées, etc., lorsque j'eus l'occasion d'en étudier un remarquable exemple dans les grandes cellules qui forment le suspenseur embryonnaire de toutes les Viciées.

Pluralité nucléaire dans le suspenseur embryonnaire d'une Viciée.

On compte fréquemment, dans chacune de ces cellules, une centaine de noyaux, qui restent libres dans le protoplasme à toutes les périodes de la vie de l'organe. Cette pluralité nucléaire a une origine double : tant que la cellule est en voie d'accroissement, les noyaux se multiplient par division normale ou indirecte, sans qu'aucune cloison apparaisse entre eux dans le protoplasme ; plus tard, quand l'accroissement prend fin, leur nombre s'accroît encore quelque peu, mais par division directe ou fragmentation.

A la date où ils ont été publiés, ces faits méritaient de fixer l'attention, parce qu'ils établissaient deux choses : l'indépendance possible de la bipartition nucléaire à l'égard de la bipartition cellulaire, et la différence essentielle qui existe entre les deux modes de division nucléaire qui se succèdent dans la même cellule. Le second mode ou fragmentation n'est qu'un phénomène de sénilité, dans lequel le noyau pré-

sente, pendant quelque temps seulement, une évolution propre, indépendante du protoplasme qui l'entoure. Ce dernier concourt, au contraire, à la division indirecte, qui cesse de s'accomplir quand le protoplasme n'est plus dans les conditions physiologiques nécessaires.

Quelque temps après, n'ayant pas réussi à observer la division indirecte dans les cellules en question, M. Hegelmaier prétendit que les noyaux ne s'y formaient que par fragmentation et même que cette dernière pouvait être suivie de la division de la cellule. Mais M. Strasburger vint bientôt appuyer mes résultats de sa grande autorité, en réfutant les observations du précédent auteur (*Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen*, etc. *Botanische Zeitung*, décembre 1880).

13. — Sur la division des cellules dans les tissus végétaux d'origine pathologique
(*Note insérée dans la thèse de M. Gilis sur la prolifération cellulaire par karyokinèse*, 1886).

Dès que les phénomènes de la multiplication cellulaire normale furent connus, l'attention des anatomo-pathologistes se porta vers les tissus morbides (cellules géantes du tubercule, des tumeurs, sarcomes, carcinomes, etc.). J. Arnold y rencontra des figures de division indirecte et de fragmentation ; nombre d'auteurs, en particulier MM. Torre, Mattei, Canalis, Ostry, etc., observèrent le plus souvent le premier mode de multiplication ; M. Cornil décrivit dans les épithéliomes des fuseaux multipolaires, donnant naissance à trois ou quatre cellules de formation simultanée, ou simplement à autant de noyaux libres.

Chez les végétaux, les productions pathologiques d'origine parasitaire, telles que les galles du Chêne et du *Glechoma hederacea*, et celles qui sont dues aux *Exoascus Pruni*, *E. Alni*, *E. deformans*, etc., présentent, durant la période active du développement, la karyokinèse normale. Il en est de même dans les cas de cicatrisation des blessures. Rarement il y a des fuseaux multipolaires; la fragmentation ne paraît pas s'y produire.

14. — Remarques sur une communication de M. Fayod (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1892).

15. — Remarques au sujet de la 2e Note de M. Fayod (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1892).

La structure intime du protoplasme vivant a de tout temps donné lieu à des hypothèses plus ou moins vraisemblables, dont les principales sont connues sous les noms de *théorie réticulaire, théorie alvéolaire, théorie filaire, théorie granulaire*, etc.

Dans ces derniers temps, M. Fayod s'efforça de démontrer que, chez les animaux et chez les plantes, le protoplasme est formé par un tissu réticulaire composé de *fibrilles canaliculées et spiralées*, la partie granuleuse du protoplasme n'étant autre chose que le contenu de ces canalicules. Il serait possible, par la pression, de faire pénétrer du mercure à travers les membranes des tissus végétaux vivants et de le retrouver dans le protoplasme, et même dans le noyau cellulaire, sous la forme de fins filaments ou de chapelets de gouttelettes spiralées. En faisant croître des racines de fèves, par exemple, dans une bouillie d'indigo, on pourrait de même apercevoir, après quelques jours, de fines spirales bleues dans le protoplasme des cellules superficielles.

La possibilité d'injecter de la sorte des tissus vivants et intacts devait paraître au premier abord assez étrange. Mis en cause par l'auteur de ces observations, je crus qu'il n'était pas inutile de répéter les expériences sur lesquelles il s'appuyait avec le plus d'énergie.

Or, en aucun cas, je n'ai rien pu voir qui vînt fournir un argument quelconque en faveur des idées de M. Fayod. Les auteurs qui ont le plus étudié le protoplasme, et en particuler M. Flemming, ne paraissent pas avoir été plus heureux (*Ergebnisse der Anatomie und Entwickelung*, 1892, p. 53).

II — LES SPHÈRES ATTRACTIVES OU DIRECTRICES

16. — **Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 9 mars 1891).

17. — **Nouvelles études sur la fécondation; comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 7e série, t. XIV, p. 163-296, avec 10 planches et 105 figures).

On a souvent observé, dans l'œuf animal et dans les jeunes tissus embryonnaires en voie de division, un élément spécial, situé en dehors du noyau et différencié dans le protoplasme, sous forme d'une petite masse sphéroïdale à structure radiaire, qu'on désigne ordinairement sous le nom de « sphère attractive ». Le centre de cette figure radiaire est occupé par un corpuscule particulier ou « centrosome ». Pendant les diverses phases de la division, on trouve deux sphères attractives, qui deviennent le centre de formation des « asters » apparaissant aux deux pôles du fuseau. En même temps que les deux nouveaux noyaux prennent naissance, chacune des deux sphères attractives se dédouble en deux nouvelles sphères, dont le rôle ultérieur est le même.

Toutefois, en dehors de l'œuf et des tissus embryonnaires, la présence de ces corps particuliers, pendant l'état de repos de la cellule, était restée douteuse. Assez récemment, M. Henneguy et M. Flemming les ont aperçus à côté du noyau au repos; mais, au lieu de deux, ce dernier savant n'en vit qu'un seul dans certains tissus. D'autres admettaient que les sphères n'apparaissent qu'au moment de la division. En tout cas, il n'était douteux pour personne qu'elles jouent un rôle important dans la vie de la cellule.

Cependant, avant 1891, c'est en vain qu'on s'était efforcé d'en constater l'existence chez les végétaux.

J'y suis parvenu, après de longues et patientes recherches, et j'ai réussi à les mettre en évidence, non seulement *pendant la division nucléaire*, mais encore *durant l'état de repos complet*, dans des tissus très variés, aussi bien chez les

Cryptogames que chez les Phanérogames : cellules-mères de pollen (*Lilium*, *Fritillaria*, *Listera*, *Najas*, etc.); sac embryonnaire et cellules de l'appareil sexuel femelle; albumen et tissus végétatifs de diverses plantes; microsporange des *Isoetes*; sporanges des Fougères, des Prêles, etc., etc.

Leurs caractères sont partout essentiellement les mêmes (voir les Figures de la page 16 et de la page 49). Dans la cellule au repos, on aperçoit, au contact ou très près du noyau, deux petites sphères accolées, formées d'un corpuscule central ou centrosome entouré d'une aréole transparente. Les stries radiaires n'apparaissent autour d'elles qu'au moment où le noyau va entrer en division; elles sont beaucoup moins marquées que chez les animaux. Les deux sphères s'éloignent alors l'une de l'autre, pour se placer en deux points opposés correspondant aux deux pôles du fuseau futur. Puis, des stries cytoplasmiques plus marquées s'avancent de ces points vers le noyau encore pourvu de son enveloppe, laquelle disparaît bientôt, d'abord au voisinage des sphères, d'où partent les fils du fuseau achromatique. C'est là une nouvelle confirmation de l'opinion que j'avais toujours défendue, d'après laquelle, chez les plantes, le fuseau tire son origine du cytoplasme.

Au moment où les deux moitiés de la plaque nucléaire se séparent à l'équateur du fuseau pour se rendre vers les pôles, chaque centrosome se dédouble en deux nouveaux centrosomes, qui sont l'origine de deux nouvelles sphères, lesquelles occupent la dépression qu'on remarque ordinairement sur la face externe des deux nouveaux noyaux. Après la reconstitution du noyau, elles persistent à côté de lui dans le cytoplasme (Fig. 6-9, page 16).

Ces éléments semblent donc être des *corps permanents de la cellule*, au même titre que le noyau lui-même. Ils entrent en activité avant la division du noyau, qu'ils gouvernent; ils se transmettent sans discontinuité d'une cellule à l'autre pendant toute la vie de la plante. En raison de leur rôle, j'ai cru devoir les désigner de préférence sous le nom de « sphères directrices ».

J'ajouterai que, dans certains cas, qui représentent des déviations de la karyokinèse normale, trois ou quatre sphères peuvent agir sur un même noyau et provoquer l'apparition d'un fuseau multipolaire, d'où résulte la formation de trois ou quatre noyaux.

Dans le Chapitre III, on verra quel rôle important jouent les sphères directrices dans le phénomène de la fécondation.

Qu'il me soit permis de faire remarquer que, même avant les observations confirmatives publiées récemment sur cette question, M. Strasburger appréciait mes résultats dans les termes suivants : « Nos connaissances sur les centrosphères végétales sont basées uniquement sur les recherches de Guignard; mais il compte parmi les observateurs les plus dignes de confiance et les plus précis ». (*Ueber die Wirkungsphäre der Kerne und die Zellgrösse*, p. 105, 1893).

18. — L'origine des sphères directrices (*Journal de Botanique*, nos 14 et 15, 1894, avec 1 planche et 26 figures).

Les sphères directrices ont été confondues par quelques auteurs avec des éléments d'une nature toute différente. M. G. Karsten, par exemple, a cru pouvoir conclure de ses recherches sur le *Psilotum* que les sphères n'existent pas dans le cytoplasme, mais qu'elles proviennent des nucléoles; ces derniers leur donneraient naissance au moment de la division nucléaire. Cette manière de voir est partagée également par quelques zoologistes, qui n'ont pas réussi à apercevoir les sphères pendant l'état de repos de la cellule.

J'ai entrepris à mon tour l'étude du *Psilotum* et je suis arrivé à cette conclusion, que M. G. Karsten a été induit en erreur par la façon spéciale dont les nucléoles se comportent chez cette plante. Au lieu de se résorber durant les premières phases de la division du noyau, ils persistent assez longtemps et parfois sont entraînés vers les pôles du fuseau. Mais, alors même qu'on observe au voisinage de chaque pôle un nucléole non résorbé, on trouve aussi, à sa place habituelle, la sphère directrice que l'auteur précité n'a pas vue.

Au moment où je publiais ce mémoire, M. J. E. Humphrey arrivait, de son côté, à la même conclusion. Il signale en même temps, chez quelques autres plantes, la présence de deux sphères dans les cellules à l'état de repos, ce qui confirme mes observations antérieures (*Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch.*; fasc. 5, 1894).

19. — Les sphères directrices dans le Tilopteris Mertensii (*Bulletin de la Société Botanique de France*, session extraordinaire, 1894, avec 1 planche).

Avant une date récente, je n'avais pas eu l'occasion d'étendre aux Algues mes observations sur les sphères directrices. En recherchant ces dernières dans le *Sphacelaria scoparia*, M. Strasburger arriva à cette conclusion, que, si l'on en trouve deux quand les cellules sont en voie de division, on n'en aperçoit qu'une seule lorsqu'elles sont à l'état de repos complet. On pouvait être porté à croire qu'il en est de même chez les autres Algues, et, par suite, il y avait lieu d'examiner d'autres exemples. J'ai choisi pour cela le *Tilopteris Mertensii*, dont le système végétatif se compose de filaments donnant naissance à de grosses cellules femelles, qui se différencient de bonne heure sans se diviser et possèdent un protoplasme abondant et un gros noyau.

Or, j'ai constaté qu'il existe toujours, dans chacune de ces cellules reproductrices, deux sphères directrices plus ou moins rapprochées du noyau, et autour desquelles convergent les travées protoplasmiques de la cellule. On les distingue aussi longtemps que le protoplasme n'est pas envahi par les substances de réserve ; il n'est pas douteux qu'elles y persistent.

Je suis parvenu également à les trouver pendant l'état de repos, dans les cellules végétatives elles-mêmes, qui se prêtent moins facilement à l'observation. Elles y sont plus petites que dans les cellules femelles.

Tout récemment, M. J. E. Humphrey a reconnu que, dans le *Sphacelaria*, la cellule à l'état de repos renferme, en réalité, non pas une sphère unique, comme l'avait admis M. Strasburger, mais deux sphères contiguës. Or, cette observation a été faite dans le laboratoire même de M. Strasburger.

Ainsi se trouve confirmée la règle générale que j'avais déduite de mes recherches sur les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires.

CHAPITRE II

TRAVAUX SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES REPRODUCTEURS

I — CRYPTOGAMES

20. — **Sur la formation des anthérozoïdes des Characées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 7 janvier 1889).

21. — **Sur la formation des anthérozoïdes des Hépstiques, des Mousses et des Fongères** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 4 mars 1889).

22. — **Sur le développement et la constitution des snthérozoïdes des Fucacées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 18 mars 1889).

23. — **Sur les anthérozoïdes des Marsiliacées et Équisétacées** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 20 juillet 1889).

24. — **Développement et constitution des anthérozoïdes** (*Revue générale de Botanique*, 1889, p. 10-79, avec 5 planches et 166 figures).

Chez les Cryptogames vasculaires, les Muscinées et les Characées, le corps reproducteur mâle est un anthérozoïde en forme de filament spiralé, pourvu de cils, qui prend naissance par métamorphose spéciale du contenu de sa cellule-mère. Chez les Thallophytes, et en particulier les Algues, il est représenté par une cellule dont la différenciation est beaucoup moins profonde.

Vers 1880, il était démontré que le noyau de la cellule-mère joue un rôle important dans la formation de l'anthérozoïde; il ne se dissout pas, comme

on l'avait cru auparavant, et concourt à donner le corps spiralé, tandis que les cils proviennent du protoplasme.

Mais ce corps dérive-t-il seulement du noyau, ou à la fois du noyau et du protoplasme? Si c'est le noyau seul qui le fournit, en se nourrissant de toute la partie du protoplasme qui n'est pas employée à la formation des cils, comment se fait cette métamorphose? Si, au contraire, le protoplasme intervient, quelle est la partie du corps qu'il contribue à former? Comment, enfin, et à quel moment naissent les cils? Autant de questions générales sur lesquelles les opinions étaient contradictoires.

Les uns, en effet, à l'exemple de M. Fr. Schmitz, admettaient que le noyau se découpe en une bande annulaire spiralée, pendant qu'il forme au centre une vésicule incolore; d'autres, avec M. Gœbel, pensaient qu'il donne une sorte d'excroissance qui s'allonge en spirale. Quant aux cils, M. Berthold supposait qu'ils n'apparaissent que peu de temps avant la mise en liberté de l'anthérozoïde.

Pour préciser la part qui revient, dans la morphologie du développement, soit au noyau, soit au cytoplasme, il était nécessaire d'avoir recours à des réactions permettant de différencier ces deux sortes d'éléments et d'en suivre les modifications pendant toute la durée du phénomène. Il fallait surtout arriver à fixer sans altération tous les stades du développement, chose difficile avec des corps aussi délicats que les anthérozoïdes.

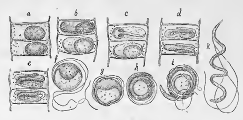
Je résumerai d'abord les résultats fournis par les Cryptogames archégoniées, en prenant pour exemple les Characées, auxquelles il suffira de comparer les autres groupes.

A. — Cryptogames archégoniées.

1° **Characées.** — Au moment où l'anthérozoïde des *Chara* va prendre naissance, le noyau se porte sur le côté de la cellule-mère, de façon à n'être plus recouvert, sur sa face externe, que par une très mince couche de protoplasme hyalin (Fig. *a-k*). On voit ensuite apparaître, sur cette face externe, une petite bande d'épaississement plus réfringente que le noyau, avec lequel elle

fait corps en formant une crête légèrement saillante. Bientôt le noyau s'allonge sous cette crête et donne à l'une de ses extrémités une sorte de bec, qui n'est autre chose que l'extrémité antérieure du corps de l'anthérozoïde.

Dès ce moment, les deux cils dont il sera pourvu se différencient, à partir



Formation de l'anthérozoïde dans un *Chara.*

de l'extrémité antérieure sur laquelle ils s'insèrent. Leur formation a lieu aux dépens de la mince couche protoplasmique hyaline qui recouvrait la face externe du noyau et qui se continue tout autour du protoplasme granuleux, nutritif, situé à la face interne. Ils acquièrent tout de suite leur longueur définitive, égale à celle du corps adulte.

Pendant que l'extrémité antérieure de l'anthérozoïde contourne la surface du protoplasme granuleux, l'extrémité postérieure s'allonge à l'opposé. Le noyau, devenu homogène, s'étire peu à peu entre les deux extrémités du corps.

Le protoplasme granuleux est insensiblement digéré ; très réduit vers la fin du développement, il n'adhère plus qu'à la face interne de l'extrémité postérieure du corps, et finit par disparaître. L'anthérozoïde comprend un peu plus de trois tours de spire. Il offre, à un degré très marqué, toutes les réactions de la nucléine ; à sa surface, on distingue une enveloppe hyaline excessivement mince.

En résumé, au point de vue morphologique, c'est le noyau qui se *transforme directement*, sans se découper en spirale, comme on pouvait le croire, pour donner la partie essentielle du corps de l'anthérozoïde. Les cils sont bien

d'origine protoplasmique; entraînés par l'extrémité antérieure du corps sur laquelle ils sont insérés, ils doivent nécessairement acquérir leur longueur définitive *dès la première phase du développement.*

2° *Hépatiques.* — Chez toutes les espèces étudiées, appartenant à divers types de structure, le développement présente les mêmes caractères essentiels que ci-dessus.

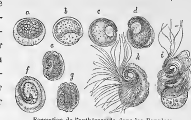
Les cils sont également au nombre de deux, avec la même longueur que le corps, qui forme un peu plus de trois tours de spire. Les différences qu'on observe ne portent guère que sur la grosseur des cellules-mères et la longueur du corps spiralé considéré isolément ou par comparaison avec les cils.

3° *Mousses.* — Elles offrent une analogie complète avec les Hépatiques quant à la métamorphose du noyau et à l'origine des cils. Les caractères particuliers consistent en ce que, dans les *Sphagnum*, par exemple, le corps de l'anthérozoïde, qui ne comprend à la maturité que deux tours de spire, entraîne avec lui, en sortant de sa cellule-mère, un résidu protoplasmique et amylacé sous forme de vésicule accolée à l'extrémité postérieure du corps. Les deux cils, insérés sur l'extrémité antérieure, qui présente l'aspect d'un très petit bouton brillant, sont toujours un peu plus longs que le corps lui-même.

4° *Fougères.* — Elles possèdent des anthérozoïdes plus gros que les précédents et pourvus d'un grand nombre de cils. J'ai étudié leur développement dans les Polypodiacées, les Osmondacées, et aussi dans le groupe particulier des Marattiacées. Il est partout le même. A l'état adulte, le corps de l'anthérozoïde forme en moyenne deux tours et demi de spire; le dernier est beaucoup plus large que les autres. La partie antérieure du corps est grêle, la postérieure très épaisse ; à la sortie de l'anthérozoïde, cette dernière entraîne avec elle une vésicule qui renferme des granulations amylacées et le résidu du protoplasme nutritif (Fig. *a-i*).

La formation des cils a lieu, ici encore, dès que l'extrémité antérieure du corps est apparente, aux dépens d'une couche hyaline qui revêt toute la

surface du protoplasme granuleux. Ce revêtement, complet chez les Fougères, est en rapport avec le nombre élevé des cils. La formation de ces derniers se manifeste d'abord sur la face externe du corps, à partir de l'extrémité antérieure; elle se complète rapidement dans toute leur longueur, qui dépasse un peu celle du corps adulte. Ils s'insèrent, comme une crinière, sur la moitié antérieure du premier tour de spire.



Formation de l'anthérozoïde dans les Fougères.

Le développement des cils, chez les Fougères, avait été décrit d'une façon toute différente par M. Douglas H. Campbell, dans un travail récent sur les anthérozoïdes. Cet observateur admettait, en effet, qu'ils ne se forment qu'après le développement complet du corps spiralé, aux dépens d'un amas de cytoplasme accumulé autour de son extrémité antérieure.

5° ***Marsiliacées.*** — Par sa formation, son aspect extérieur et sa ténuité, l'anthérozoïde du *Pilularia*, par exemple, ressemble surtout à celui des *Sphagnum*. Comme ce dernier, il porte à son extrémité antérieure un petit bouton réfringent sur lequel sont insérés des cils multiples d'une extrême finesse. Par le nombre des cils, cet anthérozoïde ressemble aussi à celui des Fougères. J'ai constaté que ces organes locomoteurs ne s'insèrent pas à une certaine distance de l'extrémité antérieure, comme l'avait dit récemment M. Buchtien.

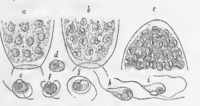
6. ***Équisétacées.*** — L'extrémité antérieure du corps est formée presque entièrement par du protoplasme hyalin, caractère qui a conduit M. Belajeff, dans un Mémoire paru presque en même temps que mes observations, à exagérer le rôle du cytoplasme dans la formation de l'anthérozoïde. Dans aucun cas, je n'ai vu le noyau de la cellule-mère conserver sa forme primitive globuleuse, comme le dit cet observateur.

Toutefois, dans les divers groupes de Cryptogames dont il vient d'être question, il existe à la surface du corps de l'anthérozoïde une enveloppe hyaline extrêmement délicate, qui dérive vraisemblablement du cytoplasme.

B. — Algues.

J'ai choisi à dessein, parmi les Algues, les Fucacées et les Floridées, chez lesquelles les cellules mâles représentent deux types bien différents. Aux remarquables travaux publiés par Thuret et M. Bornet, les perfectionnements de la technique permettaient d'ajouter des données nouvelles.

1° *Fucacées.* — L'anthérozoïde est une cellule piriforme, pourvue de deux cils et d'un « point rouge », appelé souvent à tort « point oculiforme ». J'en ai suivi le développement dans diverses espèces (Fig. *a-i*).



Formation de l'anthérozoïde dans un *Fucus* : *a* et *b*, moitié inférieure d'une anthéridie ; *c*, moitié supérieure.

Les anthéridies produisent un nombre déterminé d'anthérozoïdes (64 dans le *Fucus serratus*). Pour cela, leur gros noyau primitif subit des divisions répétées. Les chromatophores deviennent plus nombreux que les noyaux; parmi eux, les uns forment des globules colorés de grosseur variable, tandis que les autres s'accolent aux noyaux pour former le « point rouge » de l'anthérozoïde. Le protoplasme se partage et se répartit autour des noyaux, pourvus chacun de leur point rouge ; les chromatophores situés en dehors du corps de l'anthérozoïde en voie de formation se résorbent.

Les cils, au nombre de deux, se différencient de très bonne heure ; insérés au niveau du point rouge, ils se dirigent en sens inverse et se séparent de la surface du corps avant que l'anthérozoïde ne commence à s'agiter pour sortir de sa cellule-mère.

En résumé, l'anthérozoïde des Fucacées est une *cellule nue*, ciliée et piriforme, pourvue d'un noyau situé à côté du point rouge. Il n'est pas formé simplement par le noyau, comme M. Strasburger et d'autres auteurs l'avaient admis. L'insertion des cils est la même chez toutes les espèces, sans en excepter le *Cystosira*, où M. Dodel-Port la décrivait d'une façon différente.

2° *Floridées.* — Nombreuses sont les variations présentées dans ce vaste groupe par la forme, la disposition et les caractères généraux des anthéridies. Après les travaux de Thuret et de M. Bornet, il ne restait qu'à préciser certains points touchant le mode de formation et la structure de la cellule mâle, qu'on appelle ici « pollinide ».

Le contenu d'une anthéridie ne fournit qu'un seul pollinide arrondi ou ovoïde; il se distingue par la disparition précoce ou par l'absence originelle des chromatophores que renferment les cellules végétatives. Ordinairement, ce contenu tout entier est employé à la formation du pollinide; parfois cependant il n'en est pas ainsi, et le pollinide devenu libre porte un ou deux appendices, qui représentent le reste du contenu de la cellule-mère (*Melobesia*, *Corallina*, etc.). Toujours pourvu d'un gros noyau riche en substance chromatique, le pollinide, immobile, s'entoure, avant de sortir de sa cellule-mère, d'une membrane propre, parfois assez épaisse, mais n'offrant pas les réactions de la cellulose.

Après que j'eus fait connaître l'existence des sphères directrices chez les végétaux, et en particulier dans la cellule mâle des Phanérogames, il devait naturellement venir à l'esprit de les rechercher aussi dans l'anthérozoïde des Cryptogames. Récemment, M. Schottlander les a trouvées chez les *Marchantia*, au niveau de l'insertion des cils. Or, j'ai fait remarquer précédemment que l'anthérozoïde des Mousses et des Marsiliacées possède, à l'insertion des cils, une sorte de bouton ou renflement, qui correspond vraisemblablement aux sphères directrices.

II — PHANÉROGAMES

Au cours de mes recherches sur la cellule, mentionnées dans le Chapitre précédent, et de celles que j'ai faites ensuite sur la fécondation et les phénomènes du développement qui s'y rattachent, j'ai souvent décrit le mode de formation du pollen dans l'anthère et celui de l'appareil sexuel femelle dans l'ovule. Je me contente de résumer ici des Mémoires spéciaux sur la question.

25. — Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen chez les Orchidées (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XIV, 1883, p. 25-45, avec 1 planche et 32 figures).

La famille des Orchidées, l'une des plus vastes du règne végétal, est celle où l'anthère et le pollen offrent les plus grandes variations morphologiques. Le développement des sacs polliniques et des grains de pollen qui, à la maturité, sont tantôt isolés, tantôt réunis en tétrades libres ou soudées en massules, etc., n'avait pas encore été suivi dès le jeune âge.

Cette étude m'a montré que, quelles que soient les différences extérieures observées à la maturité, l'évolution des sacs polliniques est conforme au schéma général applicable aux autres Phanérogames. Mais, au point de vue de la formation des quatre grains de pollen dans chaque cellule-mère, les Orchidées présentent une exception inattendue. Dans les Monocotylédones, en effet, la première bipartition du noyau de la cellule-mère est suivie immédiatement de la bipartition de la cellule par formation d'une cloison ; dans les Dicotylédones, au contraire, les cloisonnements ne se font qu'après la seconde bipartition : de là une différence caractéristique entre les deux classes. Or, les Orchidées, qui sont des Monocotylédones, *se comportent à cet égard comme les Dicotylédones*.

Au sujet de l'origine des membranes du grain de pollen, j'ai réfuté une opinion qui venait d'être émise par M. Treub, d'après laquelle elles seraient formées par les couches internes de la paroi de la cellule-mère. On constate, en effet, que le protoplasme de chaque grain de pollen forme à sa surface une

nouvelle membrane, distincte de celle de la cellule-mère. C'était un argument sérieux en faveur de la théorie de l'apposition, bientôt après défendue par MM. Strasburger, Schmitz, etc., contre la théorie de l'intussusception, admise auparavant pour l'accroissement des membranes végétales.

Enfin, après avoir observé la formation, à l'intérieur du grain de pollen, du noyau générateur et du noyau végétatif, j'ai étudié la germination du pollen et les caractères microchimiques de la substance fécondante pendant son trajet dans le tube pollinique.

26. — **Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 8 juillet 1881).

27. — **Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryogénie des Légumineuses** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XII, p. 1-166, avec 8 planches, 1881).

28. — **Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XIII, 1882, p. 135-200, avec 5 planches et 175 figures, et *Revue des Sciences naturelles de Montpellier*, 1882).

Vers 1880, les recherches effectuées par M. Warming sur l'ovule avaient soulevé une discussion des plus vives, touchant l'évolution du sac embryonnaire et celle de l'appareil sexuel auquel il donne naissance chez les Phanérogames angiospermes. En étudiant le mode de formation du sac et de son contenu, M. Strasburger, d'une part, et M. Vesque, d'autre part, étaient arrivés à des résultats opposés; et comme ils cherchaient l'un et l'autre à établir les homologies qui existent entre les organes reproducteurs des Phanérogames et ceux des Cryptogames vasculaires, les interprétations étaient forcément différentes. La question était donc à reprendre.

Après avoir répété les observations des auteurs précités, j'ai étendu mes recherches à près de 40 familles (Monocotylédones et Dicotylédones dialypétales et gamopétales) et je suis arrivé aux conclusions suivantes :

La formation du sac embryonnaire présente une très grande uniformité chez les Phanérogames. Une cellule privilégiée, d'origine sous-épidermique

dans le nucelle ovulaire, s'accroît plus que ses voisines et se divise en deux cellules superposées : une supérieure, qui forme ordinairement une couche de revêtement appelée « calotte »; une inférieure, qui est la « cellule-mère primordiale du sac embryonnaire ». Celle-ci devient parfois directement le sac embryonnaire; mais, le plus souvent, elle se cloisonne en deux, trois ou quatre cellules-mères secondaires superposées. *Une seule*, parmi ces dernières, donne le sac embryonnaire, et c'est presque toujours l'inférieure. Si c'est la supérieure, ou la seconde à partir du sommet, les cellules inférieures forment des « antielines ». En tout cas, le sac ne provient jamais, comme le soutenaient certains auteurs, de la fusion des deux cellules supérieures.

La marche des cloisonnements montre que la calotte est un tissu de revêtement qui correspond à la paroi du sac pollinique. Les cellules-mères secondaires sont les homologues des cellules-mères du pollen, qui sont généralement plus nombreuses dans le sac pollinique. La différence principale entre le nucelle et le sac pollinique consiste dans l'unité définitive du sac embryonnaire, qui résulte de l'unité même de la cellule-mère primordiale et de la résorption de toutes les cellules-mères secondaires, moins une, qui naissent dans le nucelle. D'ailleurs, il y a aussi des sacs polliniques qui n'ont qu'une seule cellule-mère primordiale, et, inversement, certains nucelles qui possèdent des cellules-mères primordiales multiples. Le nucelle est donc bien l'homologue du sac pollinique. D'autre part, la même homologie existe, chez les Cryptogames vasculaires, entre le microsporange et le macrosporange, qui sont respectivement comparables au sac pollinique et au nucelle des Phanérogames.

Dans le sac embryonnaire, le « noyau primaire » fournit, par des bipartitions répétées, huit noyaux répartis en deux groupes, quatre en haut et quatre en bas (Voir Fig. 9-15, p. 51). M. Strasburger avait montré que trois des noyaux de la tétrade supérieure donnent l' « oosphère », ou cellule destinée à être fécondée, et deux « synergides », tandis que trois des noyaux de la tétrade inférieure donnent les « cellules antipodes ». Le quatrième noyau d'en haut et le quatrième d'en bas se rapprochent et se fusionnent pour former le « noyau secondaire » du sac embryonnaire. J'ai suivi dans un

grand nombre de cas la fusion de ces deux noyaux, que j'ai appelés « noyaux polaires ». Le noyau secondaire du sac est chargé de donner, par des divisions répétées, les noyaux des cellules de l'albumen qui naît après la fécondation. J'ai fourni de nombreuses preuves de la division de ce noyau, déjà aperçue dans un cas par M. Strasburger, et par là s'est trouvée définitivement renversée la théorie de la *formation cellulaire libre*, dont on admettait encore l'existence pour l'albumen avant 1879.

J'ai prouvé que le développement du sac embryonnaire et de son contenu est le même chez les Gamopétales et chez les Dialypétales ; dans les unes comme dans les autres, le sac possède des antipodes, que certains observateurs confondaient avec les anticlines, dont ils considéraient la présence, à la base du sac embryonnaire, comme une caractéristique des Gamopétales.

Enfin, j'ai montré comment on peut, malgré les adaptations spéciales, établir les homologies entre le contenu du grain de pollen et celui du sac embryonnaire, chez les Angiospermes et les Gymnospermes, et les poursuivre dans les organes reproducteurs des Cryptogames vasculaires.

Confirmés à diverses reprises, ces résultats sont devenus classiques (*Traités de Botanique* de Duchartre, Van Tieghem, etc., *Handbuch des Botanik* de Schenk, etc.).

29. — **Sur les organes reproducteurs des hybrides végétaux** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 26 octobre 1886).

30. — **Observations sur les causes de stérilité des hybrides** (*Bulletin de la Société de Botanique de Lyon*, 1887).

On sait depuis longtemps que, parmi les hybrides végétaux, les uns sont affectés d'une stérilité absolue, les autres d'une stérilité partielle. L'action stérilisante de l'hybridité a toujours semblé plus marquée sur l'organe mâle que sur l'organe femelle.

L'absence d'ovules dans l'ovaire paraît avoir été constatée seulement dans quelques hybrides de Cistes par M. Bornet. Dans les autres cas, par suite des

difficultés de l'observation, on n'avait pour ainsi dire pas étudié l'état des ovules et leur contenu.

Si l'aspect extérieur des grains de pollen suffit ordinairement à donner des indications approchées, il n'en est plus de même pour l'ovule, au sein duquel l'appareil sexuel est profondément caché. Darwin et M. Naudin ont insisté sur cette cause d'incertitude, touchant la part qui revient à l'organe femelle dans la stérilité. D'ailleurs, en ce qui concerne l'élément fécondateur lui-même, il résulte des belles expériences de M. Naudin que, de la bonne apparence du pollen, on ne peut conclure à son efficacité fonctionnelle.

Pour étudier la question à ce double point de vue, j'ai examiné, d'une part le développement des grains de pollen et leur contenu, d'autre part l'évolution des ovules et leur constitution interne.

1. Il faut rappeler d'abord que, chez les Phanérogames angiospermes, le grain de pollen adulte se compose de deux cellules différentes, renfermant chacune un noyau. L'une d'elle est dite *cellule végétative*, l'autre cellule *génératrice*; leurs noyaux respectifs sont en général parfaitement différenciés et se forment à une époque variable du développement aux dépens du noyau primitif du grain de pollen.

Chez les hybrides dont les étamines ne sont pas transformées en staminodes, le pollen offre un arrêt de développement qui peut se manifester aussitôt après la formation des grains. Ou bien le jeune grain, avec son noyau primitif, *ne s'accroît pas et meurt*; ou bien, tout en s'accroissant pour devenir en apparence normal, *il ne divise pas son noyau* et reste, par suite, dépourvu du pouvoir générateur, tout en ayant parfois la faculté germinative, ce qui explique en partie pour quelle raison, dans certains cas, la fécondation n'a pas lieu, alors même que le tube pollinique peut se former sur le stigmate de la fleur; ou bien encore une partie des grains de pollen, pourvus de leurs deux noyaux, *perdent leurs caractères normaux* avant la déhiscence des anthères, ce qui entraîne également l'impuissance fonctionnelle.

En somme, le degré de stérilité de l'organe mâle varie considérablement suivant l'origine des hybrides, et, pour un hybride de même origine, suivant ses formes et son degré de génération à partir des deux espèces parentes.

2. Il en est de même pour l'organe femelle. Ainsi, chez les hybrides de *Begonia* à étamines transformées en staminodes, les ovules, tout en étant aussi nombreux que chez les espèces parentes et en apparence bien conformés, *n'offrent jamais de sac embryonnaire*; l'influence de l'hybridité, moins marquée sur l'organe femelle, puisque l'ovule existe, n'en entraîne pas moins une stérilité double et absolue. Par contre, chez d'autres hybrides (plusieurs *Begonia*, quelques Cistes, etc.) produisant une quantité variable de grains de pollen normaux (6 à 7 pour 100), le nombre des ovules qui peuvent former leur appareil sexuel est également plus ou moins élevé, sans qu'il y ait parallélisme dans le degré de fécondité des deux organes mâle et femelle, ce dernier étant généralement plus favorisé.

Un hybride entièrement stérile par l'ovule ne m'a jamais offert de pollen fertile. Ce fait, joint à d'autres considérations développées dans mes Mémoires, permet de préciser l'origine de certaines formes végétales et de conclure, par exemple, que le *Cytisus Adami*, qui est complètement stérile par l'ovule et fertile par le pollen, n'est pas, comme on le croit souvent, né d'un croisement sexuel.

L'étude microchimique permet d'apprécier aussi exactement l'état des ovules que celui du pollen. Elle montre que, si l'hybridité exerce réellement une influence délétère plus marquée sur l'organe mâle que sur l'organe femelle, ce dernier présente, à cet égard, des variations plus grandes qu'on ne l'avait pensé, et elle fournit, sur les causes de la stérilité, des notions d'autant plus intéressantes que la question a une portée plus générale, puisque des phénomènes analogues doivent vraisemblablement se rencontrer chez les hybrides animaux.

30 *bis.* — **Observations sur les Santalacées** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 7e série, t. II, p. 181, 1885, avec 3 planches et 49 figures).

Les Santalacées présentent un intérêt tout particulier en raison des dégradations morphologiques de leurs organes reproducteurs femelles. Les ovules

sont réduits au nucelle. Le sac embryonnaire, au moment de la fécondation, est à nu dans la cavité ovarienne; dans le *Thesium*, l'*Osyris*, le *Santalum*, son extrémité inférieure se prolonge dans le placenta, qui porte les trois ovules, en un long cœcum; son extrémité supérieure, chez le *Santalum*, remonte à l'extérieur, à la surface du placenta, jusqu'à la base du style.

J'ai constaté que le *Santalum* ne possède pas, comme on l'avait dit, deux oosphères au lieu d'une seule, conclusion à laquelle M. Strasburger arrivait presque en même temps, de son côté, en répétant les observations qui l'avaient conduit auparavant à admettre cette curieuse exception.

La comparaison des Santalacées avec les Loranthacées montre que, malgré leur dégradation morphologique, les premières sont supérieures aux secondes, chez lesquelles le Gui, par exemple, n'a même plus d'ovule rudimentaire, le sac embryonnaire provenant d'une cellule du parenchyme carpellaire non différencié.

CHAPITRE III

TRAVAUX SUR LA FÉCONDATION ET L'HÉRÉDITÉ

31. — **Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 17 mars 1890).

32. — **Sur le mode d'union des éléments sexuels dans l'acte de la fécondation** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 31 mars 1890).

33. — **Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation** (*Actes du Congrès Botanique de* 1889, parus en 1890, p. c à clvi, avec 4 planches et 52 figures).

34. — **Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 11 mai 1891).

35. — **Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 8 juin 1891).

36. — **Nouvelles études sur la fécondation; comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, t. XIV, 1891, p. 162-296, avec 10 planches et 105 figures).

Mes recherches sur la fécondation comprennent l'étude des phénomènes essentiels qui précèdent, accompagnent et suivent immédiatement cet acte important. La connaissance de ces trois ordres de faits est indispensable pour son interprétation morphologique et physiologique. Les éléments essentiels qui interviennent dans ces phénomènes sont les noyaux et les sphères directrices; il importe avant tout de connaître les caractères de ces noyaux sexuels, qui sont, avec les sphères, le support des propriétés héréditaires.

Pour rendre aussi clair que possible l'exposé qui va suivre, je prendrai pour exemple le Lis vulgaire.

I — DIFFÉRENCIATION ET CONSTITUTION DES NOYAUX SEXUELS

A une date récente, on croyait que les noyaux des cellules sexuelles ne diffèrent pas essentiellement des noyaux végétatifs des autres cellules de l'organisme.

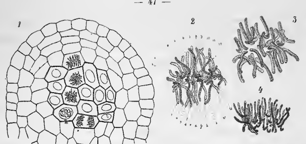
Au cours de mes recherches antérieures sur la cellule, j'avais été frappé de la *fixité* du nombre des segments chromatiques qu'on aperçoit, pendant la division, dans les noyaux des cellules sexuelles. Des observations étendues m'ont bientôt permis d'établir que ce nombre est non seulement constant dans chacune des espèces de plantes étudiées, mais qu'il se trouve aussi *le même* dans le noyau mâle et dans le noyau femelle : fait important au point de vue de la transmission des propriétés héréditaires.

Plus tard, j'ai démontré que les noyaux du système végétatif de la plante possèdent un nombre de segments chromatiques qui est *le double* de celui des noyaux sexuels. Ces derniers subissent donc, à cet égard, une *réduction de moitié*, et c'est là un caractère fondamental. Il importait de rechercher à quel moment et de quelle façon se fait cette « réduction karyogamique ».

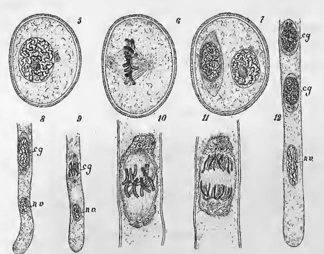
A. — Organe mâle.

Dans l'anthère du Lis, les noyaux des cellules-mères du pollen reçoivent chacun, au moment de leur formation, *24 segments chromatiques*, comme les noyaux des tissus végétatifs (Fig. 1 à 4, p. 47). Mais, dès la première des deux bipartitions qui donnent naissance aux quatre grains de pollen dans chaque cellule-mère, ce nombre *tombe brusquement à 12*, sans qu'il y ait aucune élimination de substance chromatique, ni soudure deux à deux des segments primitifs. Formé aux dépens de 24 segments originels, le filament du noyau de la cellule-mère donne simplement 12 chromosomes lorsque la division commence (Voir les Fig. de la p. 16).

Les deux bipartitions successives ont lieu *suivant le mode normal de la karyo-*



Formation des cellules-mères polliniques dans l'anthère du Lis (fig. 1). On compte 24 segments chromatiques soit dans les plaques nucléaires (fig. 2 et 3), soit après le dédoublement longitudinal (fig. 4).



Formation de la cellule génératrice dans le grain de pollen (fig. 5 à 7). — Division de la cellule génératrice *cg*, située en arrière du noyau végétatif *nv* dans le tube pollinique (fig. 8 à 12). Les noyaux possèdent 12 segments chromatiques.

kinèse; chaque grain de pollen se forme donc avec 12 segments chromatiques.

Le même nombre se retrouve ensuite dans le noyau de la *cellule végétative* et dans celui de la *cellule génératrice* qui naissent ultérieurement, avant la maturité, dans le grain de pollen (Fig. 5-7, page 47).

Dans le tube pollinique, formé par la germination du grain de pollen sur le stigmate ou dans des liquides artificiels, j'ai constaté les phénomènes suivants (Fig. 8 à 12, p. 47) :

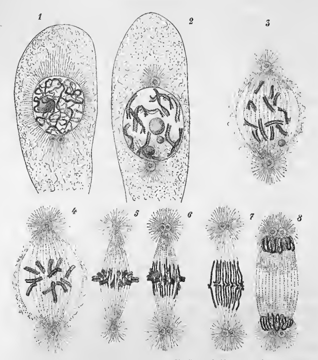
Après son entrée dans le tube pollinique, la cellule génératrice, nue et fusiforme, est pourvue d'un protoplasme propre et spécialisé renfermant les sphères directrices à côté du noyau. Elle subit une bipartition d'où résultent deux nouvelles cellules génératrices équivalentes, possédant également 12 segments chromatiques dans leur noyau, et un protoplasme avec deux sphères directrices. Celle qui occupe la partie antérieure du tube pollinique pénétrera seule, dans presque tous les cas, à l'intérieur du sac embryonnaire pour opérer la fécondation : c'est la *cellule mâle* proprement dite, dont les sphères directrices sont situées en avant du noyau, qui est le *noyau mâle*.

B. — Organe femelle.

Dans l'ovule, le noyau primaire du sac embryonnaire reçoit aussi, au moment de sa formation, *24 segments chromatiques*. Quand il se divise après un long temps de repos, *il n'en offre plus que 12*, et ce nombre se retrouve dans les noyaux de l'appareil femelle (Fig. 1 à 8, p. 49, et Fig. 9 à 15, p. 51).

On sait qu'il se forme, dans le sac embryonnaire, deux groupes composés chacun de quatre noyaux, situés l'un au sommet, l'autre à la base de cet organe. Trois des noyaux de la tétrade supérieure s'entourent d'une membrane pour donner l'*oosphère* et les deux synergides, qui constituent l'*appareil femelle* proprement dit. Ce sont les seuls qui nous intéressent pour le moment. Or, par suite de la direction des plans des divisions, l'oosphère a ses sphères directrices situées au-dessus de son noyau (Fig. 1, p. 53).

En comparant l'organe mâle avec l'organe femelle, on voit ainsi que le noyau de la cellule-mère pollinique et le noyau primaire du sac embryonnaire



Division du noyau primaire du sac embryonnaire du Lis; il possède 12 segments chromatiques.

sont homologues. Tous deux naissent avec 24 segments chromatiques, et tous deux n'en offrent plus que 12 quand ils subissent les divisions qui conduisent

à la formation du noyau mâle et du noyau femelle qui interviendront dans l'acte de la fécondation. Ces derniers sont donc, au point de vue du nombre des segments chromatiques, des *demi-noyaux*.

Ce nombre varie selon les cas . il y a des plantes qui sont semblables au Lis à cet égard (*Tulipa*, *Fritillaria*, etc.); il y en a d'autres chez lesquelles les noyaux sexuels ont 8 segments et les noyaux végétatifs 16 (*Allium*, *Alstrœmeria*, etc.), etc.

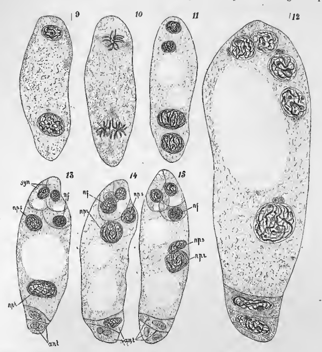
La raison d'être de cette réduction karyogamique est facile à comprendre : si, en effet, elle n'existait pas, le nombre des segments chromatiques augmenterait en progression géométrique à chaque fécondation.

Il importe de remarquer que ce phénomène, qui apparaît brusquement, dès l'entrée en division des noyaux de la cellule-mère pollinique et du sac embryonnaire, a lieu *sans rejet ni expulsion d'éléments chromatiques* et que toujours les divisions nucléaires se font d'après le *mode normal de la karyokinèse*. Ceci a une grande importance pour la *théorie de la fécondation*.

M. Ed. Van Beneden avait affirmé, en effet, que, chez l'*Ascaris*, le pronucléus mâle et le pronucléus femelle, qui correspondent respectivement au noyau mâle et au noyau de l'oosphère des végétaux, se forment d'une façon particulière, par « pseudo-karyokinèse » : le noyau de la cellule-mère spermatique, qu'il considère comme hermaphrodite, expulserait des segments chromatiques entiers, représentant ses propriétés femelles, tandis que le noyau ovulaire rejetterait ses éléments mâles, sous forme de globules polaires. Les deux pronucléus deviendraient ainsi unisexués. Pour M. Ed. Van Beneden, la fécondation consisterait simplement en ce que le pronucléus mâle, sous forme de spermatozoïde, viendrait remplacer, dans le pronucléus femelle, les éléments chromatiques expulsés par ce dernier.

Du moment qu'il était démontré que, chez les végétaux, la formation des noyaux sexuels a toujours lieu par karyokinèse normale, c'est-à-dire par dédoublement longitudinal des segments chromatiques, il en résultait qu'ils ne tirent pas leurs propriétés d'un mode spécial de bipartition et qu'ils sont équivalents. Les deux noyaux, qu'on appelle mâle et femelle, possèdent *chacun* des éléments, et, par suite, des *propriétés héréditaires mâles et femelles.*

D'ailleurs, l'inexactitude matérielle des observations de M. Van Beneden a été bientôt démontrée par plusieurs zoologistes, et personne n'ignore que



Succession des divisions qui fournissent l'appareil femelle dans le sac embryonnaire : *nf*, noyau femelle dans l'oosphère ; — *syn*, les deux synergides ; — *nps*, *npi*, noyaux polaires supérieur et inférieur ; — *ant*, antipodes

l'enfant hérite de propriétés mâles transmises par sa mère et de propriétés femelles léguées par son père.

Mes résultats ont été vérifiés et confirmés, pour les plantes, dans plusieurs Mémoires par M. Strasburger, M. Overton, etc., et l'on sait aujourd'hui que les mêmes phénomènes se rencontrent chez les animaux.

II — COPULATION DES CELLULES MALE ET FEMELLE

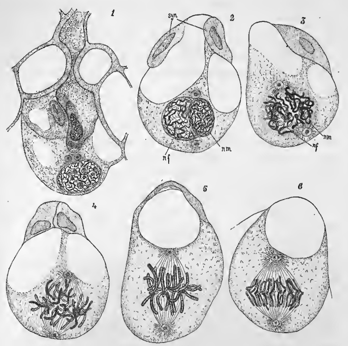
Avant mes observations, les auteurs étaient unanimes pour admettre que la fécondation est un phénomène exclusivement nucléaire. On n'avait pas vu que, dans le tube pollinique, la cellule mâle possède deux sphères directrices dans un protoplasme qui lui est propre. D'autre part, la structure de l'anthérozoïde des Cryptogames vasculaires, que nous savons être représenté, presque en totalité, par un noyau métamorphosé, avait fait croire que le protoplasme n'intervient pas ou n'intervient que d'une façon tout à fait secondaire dans le phénomène, comme support en quelque sorte des noyaux sexuels ou comme réserve nutritive dans l'œuf. La découverte des sphères directrices, qui sont de nature protoplasmique, et la façon dont elles se comportent dans l'acte de la fécondation, doivent faire abandonner cette manière de voir et restituer au protoplasme un rôle important.

J'ai montré que, dès la pénétration de la cellule mâle dans la cellule femelle, le contact s'établit d'abord entre leurs sphères directrices, qui sont au nombre de deux au contact de chaque noyau. Elles s'accouplent deux à deux ; puis les deux paires, constituées chacune par deux éléments d'origine différente, s'écartent l'une de l'autre pendant que les noyaux s'unissent à leur tour (Fig. 1 à 3, p. 53).

Dans chaque couple, les sphères se fusionnent en une masse unique, où les deux centrosomes primitifs se confondent en un seul. Les deux nouvelles sphères seront l'origine des pôles du premier fuseau de division de l'œuf après la fécondation.

Pendant ce temps, le noyau mâle, fortement contracté, grossit au contact du noyau femelle ; il n'y a pas fusion en un tout homogène des éléments chromatiques de ces noyaux ; seules, les substances nucléaires solubles se mélangent

et se confondent. L'absence de soudure et de fusion du groupe chromatique mâle et du groupe chromatique femelle est particulièrement évidente dans le



Fécondation et division du noyau de l'œuf : le tube pollinique a pénétré dans l'oosphère (fig. 1); — les deux sphères directrices d'origine différente se fusionnent, pendant que le noyau mâle *nm* grossit au contact du noyau femelle *nf* (fig. 2); — le noyau de l'œuf se divise (fig. 3 à 6).

Lis. En cela, cette plante ressemble entièrement à l'*Ascaris* étudié par M. Ed. Van Beneden. Mais, dans d'autres cas, toute distinction extérieure apparente

s'efface, durant la copulation nucléaire, entre les masses chromatiques du noyau mâle et du noyau femelle.

Le phénomène de la fécondation consiste donc essentiellement, non seulement dans la copulation de deux noyaux spécialisés, d'origine sexuelle différente, mais aussi dans la fusion de deux protoplasmes également d'origine différente, représentés essentiellement par les sphères directrices de la cellule mâle et de la cellule femelle.

H. Fol a constaté, presque en même temps, chez un Oursin, des phénomènes qui sont essentiellement les mêmes.

III — L'OEUF FÉCONDÉ ET SA DIVISION

Il résulte de ce qui précède que, dans le Lis, le noyau de l'œuf fécondé, ou premier noyau embryonnaire, doit posséder 24 segments chromatiques, provenant à part égale du noyau mâle et du noyau femelle. C'est en effet ce que j'ai observé au moment où la plaque nucléaire prend naissance; on peut alors compter le nombre des éléments qui la composent (Fig. 4 et 5, p. 53, et Fig. 11, p. 55). Dès son entrée en division, ce noyau revêtira les caractères morphologiques ordinaires des noyaux végétatifs et transmettra le même nombre d'éléments chromatiques à ses descendants.

L'œuf fécondé renferme donc les parties les plus essentielles et les plus hautement différenciées de la cellule : les éléments chromatiques dans le noyau, les sphères directrices dans le protoplasme. Ces parties représentent le *substratum des propriétés héréditaires*. En raison du rôle qu'elles jouent dans la dynamique de la cellule, les sphères peuvent être considérées comme les éléments chargés de transmettre la forme des générateurs.

Formé par un apport égal de segments chromatiques mâles et femelles, le noyau de l'œuf fécondé lègue à chacun de ses descendants une *égale quantité* de substance dérivée de ses générateurs; car, dans chaque segment, les particules transmises du père et de la mère se partagent, grâce au dédoublement longitudinal dont ils sont le siège à chaque division nucléaire, d'une façon égale et avec une rigueur mathématique.

IV. — FORMATION DE L'ALBUMEN

Le noyau secondaire du sac embryonnaire, qui résulte de la fusion des deux



Division du noyau secondaire du sac embryonnaire, pendant la copulation du noyau mâle avec le noyau femelle (fig. 7 et 8); il possède plus de 24 segments chromatiques. — Sacs embryonnaires moins grossis, avec les premiers noyaux de l'albumen (fig. 9 et 10). — Plaque nucléaire du noyau de l'œuf montrant les 24 segments chromatiques (Fig. 11).

noyaux polaires, accompagnée de celle de leurs sphères directrices respectives,

se divise *aussitôt que le noyau mâle pénètre dans l'oosphère*, par conséquent avant le noyau de l'œuf (Fig. 7 à 9, p. 55).

Il présente, non pas seulement 24 segments, comme on pourrait le présumer d'après son origine, mais un nombre toujours plus élevé, souvent supérieur à 40, et sans aucune fixité; cette variation se retrouve dans les noyaux des cellules de l'albumen qui en dérivent; elle est en rapport avec la nature de ce tissu spécial purement nutritif, destiné à disparaître dans la suite. — Cette variabilité de nombre fournit un argument puissant contre l'hypothèse de l'individualité des segments chromatiques du noyau au repos, dont il a été question dans le Chapitre I (Nos 10 et 11, p. 21).

Ces résultats étant établis pour les plantes, il était nécessaire de les comparer aux phénomènes déjà connus chez les animaux, afin d'apprécier la valeur des théories émises sur la fécondation et sur l'hérédité. J'ai consacré à cet exposé une partie de mon dernier Mémoire, et je montre, en particulier, comment, sur des points essentiels, les récentes théories de M. Weismann se trouvent en contradiction avec les faits.

Soumises au jugement de l'Académie des Sciences pour le Concours du prix Bordin, en 1891, mes recherches ont été, de la part de M. Duchartre, l'objet d'un Rapport dont voici la conclusion :

« En somme, le grand Mémoire présenté par M. Guignard est une œuvre importante par elle-même et par son objet ; il est basé en majeure partie sur des préparations et des observations d'une extrême délicatesse, qui ont été faites avec autant de patience que d'habileté, souvent même à l'aide de perfectionnements notables apportés par ce savant à la technique micrographique déjà connue. C'est donc sans hésitation que la Commission, à l'unanimité, décerne à M. Guignard le prix Bordin. »

37. — Observations sur l'ovule et la fécondation des Cactées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 28 mai 1886, et de la *Société Botanique de Lyon*, 1887).

M. Kruttschnitt avait avancé que, chez les Cactées, telles que les *Cereus*, les tubes polliniques déversent leur contenu dans le tissu conducteur du style, qui le transmettrait aux ovules; d'où un mode de fécondation différent de celui de toutes les autres plantes. En répétant ces observations, M. Strasburger n'avait pu suivre le trajet des tubes polliniques au delà du tissu conducteur.

J'ai réussi, au contraire, à les voir pénétrer dans l'ovule; et, comme le tube pollinique est bourré de grains d'amidon, surtout à son extrémité, j'en ai profité pour étudier avec soin la façon, alors encore peu connue, dont il se comporte quand il arrive au contact du sac embryonnaire. J'ai vu qu'il *déverse directement son contenu dans l'oosphère*, et que, par suite, les deux synergides qui accompagnent cette dernière, auxquelles on faisait jouer ordinairement le rôle d'intermédiaire, n'interviennent pas nécessairement dans le phénomène.

38. — Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 19 juillet 1886).

39. — Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 7e série, t. IV, 1886, p. 202-240, avec 2 planches et 58 figures).

C'était un fait connu que, chez presque toutes les Phanérogames angiospermes, au moment où les grains de pollen tombent sur le stigmate, et souvent même assez longtemps avant, l'ovule est apte à être fécondé. Toutefois, Hildebrandt avait remarqué qu'il n'en est pas ainsi chez les Orchidées indigènes : le développement des ovules est en retard sur celui du pollen. Que devient le pollen en attendant le moment où il pourra remplir son rôle? Agit-il sur l'ovaire ou sur les ovules pour en provoquer l'accroissement et de quelle façon s'exerce cette action?

J'ai étudié comparativement les Orchidées indigènes et les Orchidées exotiques cultivées en serre, en opérant la pollinisation et en suivant pas à pas les

effets qu'elle produit. Ces expériences, poursuivies pendant trois années, dans les stations naturelles pour les espèces indigènes et dans les meilleures conditions de culture pour les espèces exotiques, m'ont fourni les résultats suivants :

A. — Au point de vue morphologique :

1° Chez aucune Orchidée, l'ovule n'est apte à être fécondé lorsque la fleur s'épanouit et que le pollen de la plante est déjà mûr.

2° Le pollen germe immédiatement sur le stigmate, quel que soit l'état des ovules, et provoque aussitôt l'accroissement de l'ovaire, qui s'accompagne du développement plus ou moins rapide des ovules.

3° Chez les Orchidées indigènes, les ovules présentent déjà, au moment de la floraison, un certain degré de développement; la fécondation a lieu dans les premières semaines qui suivent la pollinisation.

4° Chez les Orchidées exotiques, dont nombre d'espèces de divers genres ont été mises en expériences (*Vanilla, Vanda, Angræcum, Phajus, Stanhopea, Saccolabium*, etc.), le développement des ovules est beaucoup plus tardif et plus lent. Le temps nécessaire, à partir du jour de la pollinisation, pour amener les ovules à l'état adulte, a varié, suivant les genres ou les espèces, de un à dix mois.

5° La grande différence qui existe, à cet égard, entre les Orchidées indigènes et les Orchidées exotiques, ne provient pas de la culture de ces dernières en serre; elle est en rapport avec la durée normale de végétation des unes ou des autres.

B. — Au point de vue physiologique :

1° La germination du pollen est nécessaire à la formation ou au développement complet des ovules; le développement des ovules est subordonné à celui de l'ovaire.

2° Les tubes polliniques pénètrent en nombre immense dans l'intérieur de la cavité ovarienne, en formant de chaque côté et au contact des trois placentas six cordons parallèles, qui ont plus de 2 millimètres d'épaisseur dans

les *Vanda*, *Angræcum*, etc. Ils doivent nécessairement attendre des semaines et des mois avant de remplir leur acte fécondateur. Ils se nourrissent en saccharifiant l'amidon des tissus ovariens et en digérant les matières albuminoïdes, comme le fait un champignon à parasitisme interstitiel dans sa plante nourricière. Cette sorte de parasitisme détermine dans l'ovaire un afflux de matières nutritives.

3° Une action chimiotaxique est exercée sur le tube pollinique par l'ovule, mais seulement lorsque ce dernier a formé son appareil sexuel.

CHAPITRE IV

TRAVAUX SUR L'EMBRYOGÉNIE

40. — **Sur le suspenseur embryonnaire des Légumineuses** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 9 juillet 1880).

41. — **Sur la structure et les fonctions du suspenseur embryonnaire chez quelques Légumineuses** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 9 août 1880).

42. — **Recherches d'embryogénie végétale comparée** (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 6e série, t. XII, 1882, p 1-166, avec 8 planches et 241 figures. — *Thèse de doctorat ès sciences*).

En 1870, les observations de Hanstein sur la formation, à partir de l'œuf, des tissus et des organes, semblaient avoir établi les lois générales de l'embryogénie des Phanérogames angiospermes. Ces lois étaient surtout déduites, pour les Dicotylédones, de l'étude du *Capsella bursa-pastoris*. Je les rappelle en quelques mots.

Après la fécondation, l'œuf se partage d'abord en deux cellules superposées : la supérieure se divisera à plusieurs reprises transversalement pour former le filament suspenseur de l'embryon ; l'inférieure se renfle en globule et donnera le corps embryonnaire proprement dit.

Dans cette dernière cellule, le premier cloisonnement transversal délimiterait, d'après Hanstein, la région cotylédonaire de la région hypocotylée de l'embryon ; les premières cloisons tangentielles isoleraient ensuite l'épiderme, puis d'autres cloisonnements, également tangentiels, sépareraient de très

bonne heure l'écorce du cylindre central. La cellule du suspenseur, située au contact du corps embryonnaire et appelée « hypophyse », fournirait, par des divisions répétées dans diverses directions, l'écorce et la coiffe de la radicule.

Devenues aussitôt classiques, ces lois parurent ensuite ne pas être aussi générales qu'on l'avait cru tout d'abord; et, en présence du très petit nombre de plantes étudiées par Hanstein, dont les observations ne semblaient même pas exactes pour quelques-unes, il y avait lieu de reprendre la question.

Je l'ai étudiée au double point de vue morphologique et physiologique. Après avoir passé en revue un certain nombre de familles végétales, et en particulier le vaste groupe des Légumineuses, j'ai reconnu que ce dernier peut suffire à mettre en évidence les faits les plus intéressants de l'embryogénie végétale, sous le rapport du développement et de la nutrition de l'embryon. Tulasne avait eu raison de dire : « La famille des Légumineuses fournira un magnifique champ de recherches aux embryologistes ».

En raison de l'importance que présentait, à l'époque où ces recherches ont été commencées, en 1879, la connaissance du mode de formation du sac embryonnaire, j'ai d'abord étudié cet organe. Les résultats obtenus à cet égard étant conformes à ceux qui ont été consignés dans mon Mémoire sur le sac embryonnaire de 1882 (page 39 de cette Notice), je me dispense de les indiquer ici pour n'envisager que l'embryon lui-même.

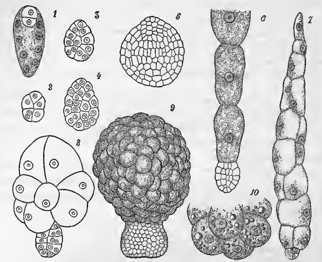
A. — *Au point de vue morphologique*, j'ai fourni les données suivantes, qui infirment les lois de Hanstein :

1° Chez les Mimosées, *il n'y a pas de suspenseur embryonnaire*; par conséquent aucune partie de la radicule ne peut provenir de cet organe (Fig. 1 à 5).

2° Dans les Cæsalpiniées et les Papilionacées, alors même qu'il existe un suspenseur, il ne concourt en aucune façon à former la radicule embryonnaire; tout au plus donne-t-il, dans quelques cas, les premières assises de la coiffe. *Il n'a pas de relations anatomiques essentielles avec l'embryon.*

La structure du suspenseur est très variable d'une tribu à l'autre, d'un genre à l'autre, parfois même d'espèce à espèce. Ces variations peuvent être ramenées à cinq types différents, dont j'ai donné les caractères (Fig. 6 à 9).

3° La différenciation en suspenseur et embryon se fait à une époque également très variable : tantôt elle apparaît dès les premiers cloisonnements (Viciées, *Ononis*, etc.); tantôt les tissus du suspenseur et de l'embryon restent longtemps confondus, sans ligne de démarcation apparente (*Cytisus*, *Phaseolus*, *Galega*, etc.).



Embryons de Mimosées encore jeunes, dépourvus de suspenseur (fig. 1 à 5) ; — types divers de suspenseurs chez les Papilionacées (fig. 6 à 9) ; — cellules à huile dans le suspenseur du Cytise (fig. 10).

4° La différenciation des tissus est souvent beaucoup plus tardive que ne l'admet Hanstein. Tantôt également les cotylédons apparaissent avant qu'aucune distinction ne s'établisse dans le tissu de la région hypocotylée (Viciées, etc.); tantôt cette distinction est précoce (Mimosées).

B. — Au point de vue physiologique, les relations qui existent entre le développement comparé de l'albumen et du suspenseur sont très intéressantes.

1° Quand le suspenseur fait défaut, l'albumen s'organise à l'état de tissu dès les premiers cloisonnements de l'embryon (Mimosées, etc.).

2° Lorsqu'il existe, et surtout lorsqu'il prend une dimension considérable en accumulant dans ses cellules de l'amidon, de l'huile, des substances albuminoïdes, le tissu de l'albumen ne se forme que tardivement, alors que les matières nutritives du suspenseur sont presque entièrement absorbées par l'embryon (*Cytisus*, *Colutea*, *Baptisia*, *Thermopsis*, *Astragalus*, etc.). Nul ou rudimentaire dans les autres cas, le suspenseur peut donc, ici, jouer un rôle important dans la nutrition de l'embryon : c'est un véritable *placenta végétal*, capable même d'emmagasiner temporairement des aliments de réserve.

En somme, il était démontré que les lois de Hanstein ne répondaient pas à la réalité des faits. Le suspenseur embryonnaire est un organe dont le rôle est tantôt purement mécanique, tantôt aussi physiologique, et, dans ce dernier cas, on observe entre cet organe et l'albumen une sorte de balancement morphologique et physiologique.

Ces recherches m'ont fourni, en outre, des données utiles pour la classification, bien que, d'une façon générale, l'importance des caractères embryogéniques, chez les végétaux, soit beaucoup moins grande sous ce rapport que chez les animaux.

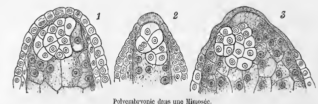
43. — Sur l'embryogénie du genre Lupinus (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 22 juillet 1881).

M. Hegelmaier, auteur de divers travaux embryogéniques, avait publié en 1880, sur l'origine et le développement de l'embryon des Lupins, des observations d'où il résultait que, chez ces plantes, l'appareil sexuel femelle présenterait une conformation et des rapports singuliers; l'embryon prendrait naissance à une grande distance du sommet du sac embryonnaire; il serait, en outre, accompagné de formations si particulières qu'il était impossible de trouver rien d'analogue chez les autres Phanérogames. Un peu plus tard M. Marshall Ward essayait, mais en vain, d'élucider la question.

Pour la résoudre, il m'a fallu étudier un grand nombre d'espèces; finalement, j'ai montré que les anomalies signalées n'existent pas : l'erreur provenait des difficultés spéciales de l'observation et de l'insuffisance des procédés techniques mis en œuvre.

44. — **Sur la polyembryonie chez quelques Mimosées** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 20 juin 1881).

Je signale, dans ce travail, l'existence d'une polyembryonie dont l'origine est toute différente de celle qu'on connaissait auparavant. M. Strasburger avait constaté, en effet, que la formation d'embryons multiples dans un même ovule, chez certaines plantes (*Funkia*, *Citrus*, *Nothoscordum*, *Cœlebogyne*, etc.), est due à un bourgeonnement particulier des cellules du nucelle adjacentes au sac embryonnaire. Nés en dehors du sac embryonnaire, ces embryons



Polyembryonie dans une Mimosée.

adventifs peuvent être accompagnés ou non de l'embryon normal situé à l'intérieur du sac, lorsqu'il y a fécondation de l'oosphère.

Il en est autrement chez plusieurs Mimosées. Les trois cellules de l'appareil sexuel (l'oosphère et les deux synergides) peuvent se développer chacune en embryon après la fécondation. Ce sont les synergides qui fournissent ici les embryons surnuméraires; il s'en forme un ou deux suivant que l'une d'elles ou toutes les deux sont aptes à être fécondées en même temps que l'oosphère (Fig. 1 à 3).

Ces embryons proviennent de l'appareil sexuel lui-même et, par suite, appa-

raissent à l'intérieur du sac embryonnaire. On trouve alors, au sommet de cette cavité, deux ou trois embryons qui se fusionnent plus ou moins, et dont un seul atteint ordinairement ses dimensions normales, les autres avortant (*Mimosa Dehnharti*), ou se changeant en une simple réserve alimentaire (*Schrankia uncinata*).

Un phénomène du même genre a été signalé depuis par M. Overton chez une espèce de Lis ; mais il ne s'y montre que d'une façon accidentelle, tandis qu'il est, sinon constant, tout au moins très fréquent dans certaines Mimosées.

CHAPITRE V

TRAVAUX SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA STRUCTURE DE LA GRAINE

45. — **Sur la structure et le développement du tégument séminal chez les Crucifères** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 9 décembre 1892).

46. — **Sur l'origine et la structure du tégument séminal chez des Capparidées, Résédacées, Hypéricacées, Balsaminées, Linacées** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 27 janvier 1893).

47. — **Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal** (*Journal de Botanique*, 1893, nos 1, 2, 4, 6, 8, 11, 13, 15, 16, avec 158 figures).

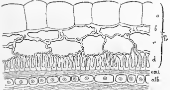
La constitution de la graine mûre avait été l'objet de nombreuses observations histologiques; mais il n'en était pas de même pour l'origine de ses diverses parties, et en particulier de son enveloppe. Cette dernière est d'autant plus intéressante que sa diversité de structure, à la maturité, contraste singulièrement avec l'uniformité relative du tégument, simple ou double, de l'ovule avant la fécondation. L'enveloppe séminale provient-elle exclusivement de l'unique tégument ovulaire que possèdent la plupart des Gamopétales, ou bien des deux téguments chez les Dialypétales? N'y a-t-il pas aussi d'autres tissus de l'ovule qui concourent à sa formation?

La réponse à ces questions n'avait été donnée que pour un petit nombre de cas. Le dernier travail en date, dû à M. Brandza, semblait au premier abord, par l'ensemble des familles observées, fournir une contribution importante à

cette étude. Malheureusement, l'inexactitude de certaines conclusions, l'invraisemblance de plusieurs autres, étaient manifestes.

Ces raisons, ainsi que diverses remarques faites au cours de mes recherches embryogéniques antérieures, m'ont amené à reprendre cette étude. J'ai choisi de préférence, parmi les Dialypétales et Gamopétales, des familles dont la graine est dite exalbuminée, ou pourvue seulement d'un albumen très réduit, parce que ce sont celles où les transformations des tissus tégumentaires de l'ovule, pendant son développement en graine, sont les plus profondes et les plus variées. L'origine des tissus a été suivie et exposée en détail, à partir de l'ovule non fécondé jusqu'à la maturité de la graine, dans les principaux genres des familles suivantes : *Crucifères*, *Capparidées*, *Résédacées*, *Hypéricacées*, *Balsaminées*, *Linées*, *Malvacées*, *Borraginées*, *Labiées*, *Composées*, *Valérianées*. Puis, mettant à profit, après les avoir vérifiées, les observations faites antérieurement soit par d'autres auteurs, soit par moi-même sur d'autres groupes, j'ai formulé des conclusions générales, dont les principales sont les suivantes :

1° Chez les Dialypétales dont l'ovule possède deux téguments, l'origine des diverses parties du tégument de la graine peut varier non seulement d'une famille à l'autre, mais encore dans une même famille. Le tégument ovulaire interne est celui qui subit les modifications les plus profondes. Il peut être entièrement écrasé, et l'assise scléreuse spéciale qui protège la graine dérive du tégument ovulaire externe (la plupart des Crucifères, les Balsaminées, etc.). Il peut persister en partie, et alors l'assise scléreuse provient de son assise externe (Capparidées, Résédacées, Hypéricacées, Linées, Malvacées, etc.).



Tégument séminal de la Moutarde blanche, à la maturité : *a*, *b*, *c*, *d*, assises du tégument ovulaire externe *Te*, persistantes ; — *emi*, assises du tégument ovulaire interne, écrasées ; — *alb*, assise externe persistante de l'albumen, ou « assise protéique ».

2° Chez les Gamopétales dont l'ovule n'a qu'un seul tégument, la résorption

de cette enveloppe varie également d'une famille à l'autre et dans une même famille. Dans ce dernier cas, le degré de résorption caractérise parfois les tribus, comme par exemple chez les Borraginées, les Labiées, etc.

5° Un fait général, resté à peu près complètement inaperçu dans les travaux antérieurs, consiste en ce que, chez les familles dont la graine a été considérée jusqu'ici comme exalbuminée, *il y a persistance, à la maturité, d'une assise au moins d'albumen* à la face interne du tégument séminal. Cette assise, rapportée à tort au tégument ovulaire, n'est autre que l'*assise périphérique de l'albumen*. Toutefois, elle manque dans quelques familles; mais, en suivant le développement de l'albumen, on remarque alors, ou bien que celui-ci ne s'organise jamais à l'état de tissu cellulaire, ou bien que ce dernier subit un arrêt précoce dans son évolution.

Cette assise intéressante se fait remarquer, au point de vue morphologique, par le contenu protéique très abondant de ses cellules, d'où le nom de « couche à aleurone » qu'on lui avait donné depuis longtemps, sans en connaître la véritable origine.

Au total, le choix des familles étudiées dans ces Mémoires, à partir du jeune âge de l'ovule jusqu'à la maturité de la graine, montre à la fois la diversité d'origine du tégument séminal et ses nombreuses variations de structure, non seulement d'une famille à l'autre, mais dans les limites d'une même famille, ainsi que la *persistance générale* d'une partie plus ou moins réduite du tissu de l'albumen, formant la couche interne du tégument. Il est à présumer que les divers cas qui fourniront le sujet de nouvelles observations rentreront dans l'un de ceux qui ont été examinés dans ce travail.

CHAPITRE VI

TRAVAUX SUR LES ORGANES DE SÉCRÉTION

48. — Sur l'appareil sécréteur des Copaifera (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 31 octobre 1892).

49. — L'appareil sécréteur des Copaifera (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 1892, avec 13 figures).

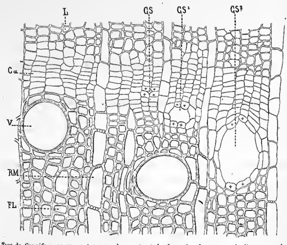
Les observations récentes de M. Tschirch sur l'origine et la structure du système sécréteur des Copaïers semblaient prouver, conformément aux recherches de ses devanciers, que les cavités de la tige, dans lesquelles s'accumule le baume de ces arbres, se forment par résorption locale des éléments qui constituent le corps ligneux. On sait, au contraire, que les canaux sécréteurs des Conifères, des Ombellifères, etc., naissent par écartement de cellules, qui laissent entre elles un méat dans lequel se déverse le produit de sécrétion : c'est le mode de formation schizogène. En même temps, pour suivre l'élargissement du méat, ces cellules se divisent et forment une bordure individualisée autour du canal.

Les canaux à baume des Copaïers ont aussi une origine schizogène, mais c'est là leur seul trait commun avec les canaux sécréteurs des autres plantes.

On constate, en effet, que, dans la tige ou la racine, où ils sont surtout importants à considérer, ils naissent toujours dans le cambium, et non pas dans les éléments ligneux déjà différenciés. Il n'y a donc pas de résorption de tissus. En outre, les cellules qui s'écartent pour former le méat ne se

subdivisent pas dans la suite, et la bordure est constituée en majeure partie par des éléments ordinaires du parenchyme ligneux.

Un autre caractère, et c'est là le plus saillant, que personne n'avait remarqué, consiste en ce que les canaux s'anastomosent dès le plus jeune âge en



Tige de *Copaifera*, en coupe transversale, montrant la formation des canaux sécréteurs *cs*, *cs*¹, *cs*² dans le cambium.

formant un réseau à mailles irrégulières, ordinairement très étroites, dans chaque couche annuelle du corps ligneux. Dans les grosses tiges, les branches du réseau peuvent se fusionner en nombre variable, par suite de la destruction des éléments ligneux qui les séparaient à l'origine, et former des poches souvent volumineuses.

On sait, depuis les recherches de M. Trécul et de M. Van Tieghem, que les canaux sécréteurs peuvent s'anastomoser entre eux dans une même région ou d'une région à l'autre de la tige; mais ces anastomoses ont lieu surtout au

niveau des feuilles et ne rappellent que de très loin celles qui existent dans chacune des couches ligneuses des Copaïers. A cet égard, le système sécréteur de ces arbres ressemble aux laticifères des Chicoracées, Papavéracées, etc.; toutefois, l'analogie s'arrête là, car son origine et sa structure sont bien différentes. Les caractères du réseau des Copaïers ne se rencontrent chez aucune des plantes pourvues de canaux sécréteurs; en outre, ces arbres en fournissent l'unique exemple chez les Légumineuses.

Au cours de cette étude, dans laquelle j'ai passé en revue tous les organes de la plante, j'ai signalé aussi certains faits intéressants au point de vue de la sécrétion considérée en elle-même.

50. — Sur l'appareil mucifère des Laminaires (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 18 janvier 1892).

51. — Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées (*Annales des Sciences naturelles*, Botanique, 8ᵉ série, t. XV, p. 1-46, avec 20 figures).

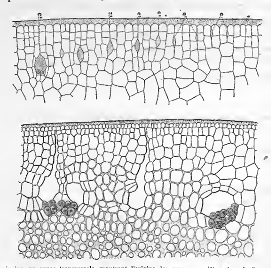
L'appareil producteur du mucilage chez les Algues de la famille des Laminariées présente un double intérêt; car d'une part, chez ces plantes marines, il constitue un système sécréteur tout particulier, tel qu'il n'en existe dans aucun groupe de plantes; d'autre part, sa connaissance est très utile pour la détermination, parfois assez difficile, de ces Algues.

Parmi ces plantes, les unes ont des canaux à mucilage dans toutes leurs parties : lame, stipe et rhizoïdes; les autres n'en possèdent que dans la lame. Dans le premier groupe, le *Laminaria Cloustoni* de nos côtes de Bretagne est particulièrement favorable à cette étude.

Le système végétatif de cette Algue se compose d'une lame ou fronde annuelle, qui se découpe en lanières avec l'âge, et d'un stipe ou pied vivace, pourvu de rhizoïdes fixant la plante aux rochers. C'est au point d'union de la lame et du stipe que se trouve la zone de croissance intercalaire, ou point végétatif. Les canaux mucifères y naissent et se différencient en deux directions opposées, dans les nouveaux tissus que forme la zone génératrice vers le haut

pour donner la lame, vers le bas pour allonger le stipe. Ils se distinguent par les caractères suivants :

1° A l'origine, ce sont des méats lenticulaires qui prennent naissance dans l'assise superficielle de la zone génératrice; la cloison radiale commune à deux



Tige de Laminaire, en coupe transversale, montrant l'origine des canaux mucifères dans la figure supérieure la position des cellules sécrétrices et les tubes excréteurs dans la figure inférieure.

cellules se transforme en mucilage dans sa partie médiane; puis les deux cellules se divisent pendant que le méat s'élargit, mais la bordure qu'elles forment autour de lui n'a pas les caractères propres aux cellules qui entourent les canaux sécréteurs des Phanérogames. C'est seulement un peu plus tard qu'un groupe de petites cellules sécrétrices apparaît à la base du méat, c'est-à-dire à son extrémité opposée à la surface extérieure de l'organe. C'est là *un caractère tout spécial*, car chez les autres plantes, les canaux à huile essen-

tielle, à oléorésine, etc., ont une bordure continue de cellules sécrétrices.

2° Pendant que les méats s'enfoncent de plus en plus dans l'écorce de la lame ou du stipe, ils se mettent en communication les uns avec les autres pour former un réseau. Mais les cellules sécrétrices restent *localisées au point de jonction des branches de ce réseau*, sous forme d'îlots glandulaires qui grossissent en prenant des configurations très diverses.

3° Après la formation des mailles du réseau mucifère, on voit apparaître sur la face opposée à celle qu'occupent les îlots glandulaires, des tubes qui se dressent perpendiculairement aux branches du réseau et s'avancent jusque sous l'épiderme en écartant les cellules corticales ; mais, contrairement à ce qu'on pourrait supposer au premier abord, ils ne s'ouvrent pas à leur extrémité pour déverser leur contenu à l'extérieur.

Cette structure particulière était restée méconnue ou incomprise par les auteurs qui avaient étudié l'appareil mucifère de quelques-unes de ces plantes. Et, comme cet appareil présente un aspect qui varie suivant qu'on l'examine au niveau des îlots glandulaires, ou entre ces îlots sur le trajet des branches du réseau, ou bien encore à l'endroit où les tubes qu'il porte se dressent vers l'extérieur, il en était résulté des opinions non moins confuses que divergentes sur sa constitution. En outre, comme on n'avait pas remarqué les différences morphologiques qu'il présente dans une même espèce, non seulement avec l'âge, mais encore avec la partie de la fronde considérée à un âge déterminé, l'importance qu'il peut offrir pour la classification était contestée.

Une fois cette structure bien établie, il devenait possible de la rechercher même sur les échantillons d'herbier et, par suite, de tirer parti de la présence ou de l'absence de l'appareil mucifère au point de vue systématique. En étudiant les échantillons des principales collections conservées à Paris, j'ai montré comment le caractère fourni par cet appareil était applicable à la détermination des espèces, qui ne se distinguent pas toujours avec une netteté suffisante par la forme extérieure, invoquée auparavant d'une façon trop exclusive par la plupart des auteurs.

52. — Sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 9 décembre 1881).

Quelque surprenante que la chose puisse paraître aujourd'hui, on enseignait encore, il y a quinze ans à peine, à l'exemple de de Bary, que le tissu sécréteur est un tissu mort. J'ai montré, au contraire, que les cellules de bordure des organes sécréteurs oléorésineux des Conifères, Composées, Ombellifères, etc., ou des canaux gommeux des Cycadées, etc., possèdent tous les attributs des éléments vivants. Le tissu sécréteur est donc un tissu vivant.

53. — Sur une modification du tissu sécréteur du fruit de la Vanille (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 23 juillet 1886).

Le fruit de la Vanille en voie de développement renferme des files de cellules sécrétrices qui s'étendent dans toute sa longueur. Ces cellules, superposées et distinctes pendant un certain temps, contiennent chacune un gros paquet de raphides d'oxalate de chaux, qui s'allongent au point de percer très souvent les cloisons de séparation. Il en résulte finalement un véritable tube sécréteur, qui continue à manifester les réactions d'un organe parfaitement vivant.

54. — Sur la présence de réservoirs à gomme chez les Rhamnées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 27 juillet 1888); en collaboration avec M. Colin.

Il existe, dans un certain nombre de Rhamnées, des cellules ou poches à gomme ou à mucilage analogues à celles des Malvacées et des Tiliacées. Elles peuvent se rencontrer dans tous les organes aériens.

Ces éléments gommeux consistent tantôt dans de simples cellules, ordinairement plus grandes que celles du parenchyme ambiant, tantôt dans des poches formées par résorption des cloisons appartenant à un nombre variable de cellules contiguës. Nous en étudions la localisation, à la période primaire et secondaire du développement des organes, dans les espèces qui en possèdent.

CHAPITRE VII

TRAVAUX SUR LES PRINCIPES ACTIFS

55. — **Sur la localisation dans les plantes des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 3 mars 1890).

56. — **Sur la localisation, dans les amandes et le Laurier-cerise, des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique** (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1890).

57. — **Même sujet** (Mémoires détaillés avec figures, dans *Journal de Botanique*, nos 1 et 2, 1890, et *Journal de Pharmacie et de Chimie*, même année).

Avec M. Pfeffer, les physiologistes admettaient que, dans les plantes qui fournissent l'acide cyanhydrique, grâce à l'action de l'émulsine sur l'amygdaline, ces deux principes, ferment et glucoside, coexistent très probablement dans la même cellule, le premier dans le protoplasme, le second dans le suc cellulaire.

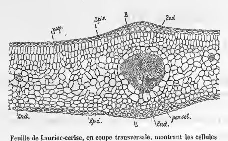
M. Thomé avait essayé, mais sans succès, d'en trouver la localisation dans les amandes douces et les amandes amères. On sait que l'amygdaline n'existe que chez ces dernières, tandis que l'émulsine se rencontre à la fois dans les amandes douces et les amandes amères. Récemment, l'expérience purement chimique a conduit M. Johansen à admettre que le glucoside est contenu dans la partie purement parenchymateuse des amandes amères, tandis que l'émulsine existe dans la région des cotylédons qui renferme les faisceaux libéro-ligneux. Pour être plus voisine de la vérité que la précédente, cette conclusion ne nous renseigne pas suffisamment sur la valeur de l'opinion de M. Pfeffer, encore

moins sur la nature des éléments histologiques qui contiennent l'émulsine.

Grâce à des réactions microchimiques spéciales, je suis arrivé aux résultats suivants :

1° L'émulsine et l'amygdaline sont renfermées dans des *cellules distinctes* ;

2° L'émulsine ne se trouve que dans des cellules spéciales, appartenant à la gaine endodermique située autour des faisceaux, et au péricycle sous-jacent, qui entoure immédiatement les éléments libéro-ligneux de ces faisceaux ;



Feuille de Laurier-cerise, en coupe transversale, montrant les cellules de l'endoderme *end* contenant l'émulsine

3° L'amygdaline occupe le parenchyme proprement dit des amandes amères ou de la feuille du Laurier-cerise.

Si le péricycle est sclérifié, comme dans les gros faisceaux de cette feuille, l'émulsine existe uniquement dans l'endoderme, qui renferme aussi du tanin. Ce dernier composé n'empêche nullement l'action du ferment sur l'amygdaline, contrairement à ce qu'on pourrait penser au premier abord.

Si le péricycle n'est pas encore différencié et distinct de l'endoderme, à cause de la jeunesse des organes, comme dans les cotylédons des amandes douces et des amandes amères, l'émulsine occupe les cellules de ces deux régions.

La dissection de la feuille du Laurier-cerise permet d'isoler les cellules endodermiques, dans lesquelles les réactions microchimiques décèlent la présence de l'émulsine. Or, si on les fait agir sur une solution d'amygdaline, on obtient la formation de l'acide cyanhydrique. Cet acide ne prend pas naissance si l'on opère avec un autre tissu de la feuille. Ce sont donc bien les cellules en question qui renferment le ferment.

58. — Sur l'existence et la localisation de l'émulsine dans les plantes du genre Manihot (*Bulletin de la Société Botanique de France*, session extraordinaire; et *Association française pour l'avancement des sciences*, session de Caen, 1894).

On a reconnu que le prineipe toxique volatil, qui prend naissanee quand on broie les racines tuberculeuses des Maniocs pour en extraire la féeule, n'est autre que l'acide cyanhydrique. Les « Manioes amers » en produisent beaueoup plus que les « Maniocs doux ». L'acide cyanhydrique n'y existe pas tout formé et, bien que les ehimistes n'aient pu retirer de ees plantes ni émulsine, ni amygdaline, mais seulement d'autres eomposés analogues aux glueosides, on pouvait se demander si l'émulsine y fait réellement défaut.

En appliquant à cette étude les proeédés qui m'avaient réussi dans les reeherches préeédentes, j'ai eonstaté tout d'abord qu'il suffit de quelques grammes de raeine ou de feuille de *Manihot utilissima* pour obtenir de l'acide cyanhydrique reeonnaissable aux réaetifs.

C'est le latex des divers organes de la plante qui contient l'émulsine, tandis qu'il est dépourvu d'amygdaline ou d'un glucoside analogue dédoublable sous l'influenee du ferment. Ce latex, à très faible dose, déeompose une solution d'amygdaline. Or, l'émulsine est le seul ferment connu qui dédouble ce glueoside.

Aueune autre plante que celles du genre *Manihot*, dans la famille des Euphorbiacées, ne m'a fourni d'acide cyanhydrique, ni donné, comme on pouvait le prévoir, les réactions de l'émulsine.

L'émulsine, ehez des Manioes, se trouve done loealisée dans les mêmes éléments histologiques que la papaïne chez les Papayers, car on sait que ee dernier ferment se trouve iei dans les laticifères des divers organes de la plante.

59. — Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurées des Crucifères (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences* et de la *Société de Biologie*, 28 juillet 1890).

60. — **Sur la localisation des principes actifs dans la graine des Crucifères** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 15 décembre 1890).

61. — **Recherches sur la localisation des principes actifs des Crucifères** (*Journal de Botanique*, 1890; Mémoire de 50 pages et 20 figures).

Les essences spéciales des Crucifères (sulfocyanates d'allyle, d'orthoxybenzyle, etc.; nitriles phénylpropionique, alphatoluique, etc., accompagnés d'une petite quantité de produit sulfuré) prennent naissance quand on broie les tissus en présence de l'eau, grâce à l'action d'un ferment, la *myrosine*, sur des glucosides variés, dont le seul assez bien connu est le myronate de potassium.

Avant mes recherches, la localisation du ferment et du glucoside qui fournissent ces essences, et en particulier celle de la Moutarde noire, était totalement ignorée. M. Heinricher avait bien aperçu, dans les divers organes des Crucifères, des cellules à contenu particulier, mais il les considérait comme des laticifères.

J'ai fait connaître à l'aide de procédés techniques nouveaux les *caractères morphologiques*, les *réactions microchimiques*, le *développement*, la *répartition* des cellules à ferment et des cellules à glucoside dans les divers organes des plantes de cette famille, dont j'ai passé en revue presque toutes les espèces indigènes.

1° La myrosine est *toujours contenue dans des cellules spéciales*, très nombreuses surtout dans les graines; le glucoside peut se trouver dans toutes les autres cellules des parenchymes (Fig. page 81, *cm*).

2° La localisation des cellules à myrosine varie suivant les organes :

a. Dans la racine, elles sont situées principalement dans le parenchyme cortical et libérien;

b. Dans la tige, elles occupent surtout la région du péricycle;

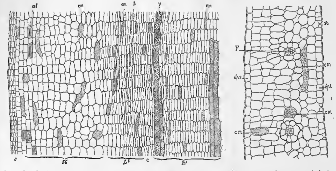
c. Dans la feuille, leur répartition correspond à celle de la tige;

d. Dans la graine, elles sont disséminées dans le parenchyme ou situées au contact des faisceaux conducteurs.

3° Les propriétés et les réactions de ces cellules spéciales sont les mêmes chez toutes les Crucifères. Tout fragment de tissu qui en renferme peut décomposer le myronate de potassium.

4° Presque toutes les espèces de cette famille en possèdent, mais il en est qui ne renferment pas de glucoside dédoublable.

5° Tandis que les glucosides varient et, par suite, fournissent des essences



A gauche, Racine de Raifort en coupe longitudinale, avec les cellules spéciales à myrosine *cm*; — à droite, Feuille de Moutarde blanche en coupe transversale, avec les mêmes cellules spéciales.

différentes, le ferment est partout identique. Les ferments autres que la myrosine ne dédoublent pas les glucosides des Crucifères.

62. — **Sur la localisation des principes actifs chez les Capparidées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 14 octobre 1893).

63. — **Sur la localisation des principes actifs chez les Tropéolées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 30 octobre 1893).

64. — **Sur la localisation des principes actifs chez les Limnanthées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 17 novembre 1893).

65. — **Sur la localisation des principes actifs chez les Resédacées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 12 décembre 1893).

66. — **Snr certains principes actifs chez les Papayacées** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, mars 1894).

67. — **Recherches sur la nature et la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résédacées et Papayacées** (*Journal de Botanique*, 1893-1894, Mémoire de 72 pages avec figures).

En étendant à d'autres familles mes recherches sur les Crucifères, j'ai constaté que les Capparidées, les Tropéolées, les Limnanthées, les Résédacées et les Papayacées renferment un même ferment, mais des glucosides divers. M. A. Chatin avait, le premier, retiré du *Limnanthes* une essence sulfo-azotée, ce qui donnait à penser que cette plante contient vraisemblablement des principes analogues à ceux des Crucifères. Mais leur existence dans la famille des Papayacées, très éloignée de ces dernières par tous les caractères botaniques, était beaucoup plus imprévue.

Dans ces cinq familles, le ferment n'est autre que la *myrosine* : les glucosides, n'ayant pas la même composition, fournissent par leur dédoublement des essences différentes. Chez les Capparidées et les Tropéolées, l'essence est formée en majeure partie par des nitriles aromatiques accompagnés d'une petite quantité de sulfocyanate d'allyle ; chez les Limnanthées, la proportion de ce dernier composé est relativement plus grande ; chez les Résédacées et les Papayacées, l'essence paraît être formée en totalité par le sulfocyanate. Tandis que, dans les trois premières familles, c'est la graine qui en fournit la plus forte quantité, dans les deux dernières, c'est la racine de la plante.

Par des expériences multiples, j'ai reconnu que *dans aucun cas l'essence n'est préformée* dans les organes intacts. Conduit par mes observations antérieures sur les Crucifères à se livrer à des recherches analogues, M. Spatzier avait cru non seulement que l'essence sulfo-azotée des Résédacées existe toute formée dans la racine, mais encore que cet organe ne possède pas de myrosine. Or, il n'en est pas ainsi : cette essence, d'ailleurs toute différente de celle de la fleur, n'y préexiste pas, et la myrosine s'y rencontre dans des cellules spéciales, comme chez les autres familles mentionnées. Les conditions nécessaires à la production des essences en question sont donc partout les mêmes.

J'ai décrit, dans chacune des familles, les caractères morphologiques, les réactions microchimiques et la répartition des cellules spéciales à myrosine.

On savait déjà que les Papayacées possèdent dans leurs laticifères un ferment particulier, la papaïne, sorte de trypsine végétale agissant sur les matières albuminoïdes. La myrosine, dont l'action est toute différente, y présente aussi une localisation différente, car elle se trouve en dehors des laticifères, dans des cellules spéciales du parenchyme des divers organes.

Le prix Buignet m'a été décerné par l'Académie de Médecine pour l'ensemble de mes travaux sur les principes actifs, à la suite d'un Rapport dont voici les conclusions :

« Les Mémoires dont nous venons de rendre compte ont exigé des études longues et délicates; ils sont accompagnés de nombreuses figures représentant l'aspect et la répartition, dans les divers organes, des éléments et des tissus qui renferment les principes actifs. Déjà les travaux de M. Guignard ont suscité de nombreuses recherches dans la voie de la localisation de ces substances chez les végétaux; elles se sont étendues aux alcaloïdes et ont fourni, de divers côtés, des résultats intéressants. C'est le meilleur éloge que nous en puissions faire.

« M. Guignard était bien préparé par ses beaux travaux antérieurs sur la cellule à aborder ces questions difficiles. Tous les histologistes ont apprécié ses études remarquables sur le noyau cellulaire et sur la fécondation.

« Ces recherches étendues, sur la localisation des principes actifs chez les végétaux, soulèvent et résolvent des questions qui intéressent tout à la fois la médecine et la physiologie végétale. M. Guignard a apporté dans ce travail la netteté et la précision de ses précédentes recherches. Il a su donner à la question l'ampleur qu'elle méritait et ouvrir une voie nouvelle à l'étude des principes actifs des végétaux. »

CHAPITRE VIII

TRAVAUX SUR LA BACTÉRIOLOGIE

68. — **Sur les variations morphologiques des microbes** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 12 décembre 1887, et *Société de Biologie*); en collaboration avec M. le docteur Charrin.

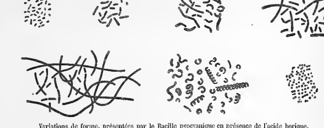
A la date où nous avons abordé, au laboratoire de M. Bouchard, la question de la variabilité morphologique des Bactéries, des observations récentes sur ces organismes et sur les Algues inférieures avaient remis en honneur les idées polymorphistes. Pour certains auteurs, « la théorie de la constance des formes bactériennes n'avait plus qu'un intérêt historique ». D'autre part, nombre de bactériologistes avaient pu remarquer des variations morphologiques qui semblaient dues à la composition du milieu nutritif, à son état physique, à l'âge du microbe, etc....

Pour ces diverses raisons, il était utile de rechercher quelle pourrait être, dans des conditions expérimentales rigoureuses, l'influence des agents extérieurs sur la morphologie des microbes.

L'une des espèces les plus favorables à ce genre d'étude est le Bacille pyocyanique, parce qu'il sécrète, entre autres pigments, une matière colorante cristallisable facile à caractériser et dont la présence ou l'absence permet, en même temps, d'apprécier à la vue les changements physiologiques qui accompagnent le développement.

Or, en cultivant ce Bacille dans des milieux nutritifs additionnés, en proportions variables, de divers composés chimiques, nous avons pu lui faire

prendre à volonté les formes de microcoque, bacille allongé, filament, vibrion et même spirille, c'est-à-dire la plupart des formes qui servent à caractériser les genres dans la classification de F. Cohn. Mais l'une quelconque de ces formes, reportée dans un milieu de culture normal, *reproduit la forme typique.* En outre, il est à remarquer que, même dans les milieux où elles apparaissent, les formes précédentes font place plus ou moins rapidement à cette forme typique, par suite de l'accoutumance du microbe au milieu, à la condition que sa vitalité ne soit pas trop atteinte. Parallèlement à ces variations, on constate la diminution ou la suppression de la fonction chromogène; celle-ci



Variations de forme, présentées par le Bacille pyocyanique en présence de l'acide borique.

reparaît également quand le microbe retrouve les conditions normales de son développement.

La variation morphologique peut donc être très grande; mais il s'agit ici de polymorphisme expérimental et non de polymorphisme normal, encore moins de transformisme. Nos résultats pouvaient faire naître l'espoir de fixer d'une façon définitive une forme obtenue dans des conditions analogues; quelques auteurs ont bientôt essayé d'y parvenir, mais sans succès.

Nous nous étions bien gardés, d'ailleurs, de tirer de nos expériences une conclusion autre que celle qu'elles comportaient :

« Au point de vue botanique, avons-nous dit, ce polymorphisme n'ébranle en rien la notion généralement admise pour l'espèce. Il n'en doit pas moins

attirer de plus en plus l'attention sur l'influence des milieux, et en particulier des antiseptiques, et mettre en garde contre certaines tendances à trop multiplier les espèces en se fondant sur des données morphologiques insuffisantes. »

Ces conclusions n'ont pas cessé d'être vraies.

69. — Action du Bacille pyocyanique sur la Bactéridie charbonneuse (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 8 avril 1889); en collaboration avec M. le Dr Charrin.

Les expériences de M. Bouchard ayant montré que l'inoculation du Bacille pyocyanique peut influencer le développement de la maladie charbonneuse, nous avons cherché à pénétrer le mécanisme de cette influence, en étudiant, d'abord *in vitro*, l'action du microbe du pus bleu sur celui du charbon, puis en inoculant aux animaux les cultures mixtes. Nous avons ensuite fait agir sur la Bactéridie charbonneuse les produits solubles stérilisés et filtrés du Bacille pyocyanique, pour juger de même des changements de forme et de virulence.

Dans ces deux séries d'expériences, la Bactéridie présente des modifications morphologiques, qui témoignent d'un état maladif, et une diminution de la virulence, que l'on peut rapporter en partie à l'action des produits solubles fabriqués par le Bacille pyocyanique, en partie aussi à d'autres facteurs qui dépendent de l'organisme animal soumis à l'inoculation.

Ces faits ont été confirmés par divers observateurs.

70. — Action des toxines sur un microbe (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 18 juillet 1891); en collaboration avec M. le Dr Charrin.

Les expériences mentionnées dans le travail précédent ayant établi que, dans l'antagonisme du Bacille pyocyanique et de la Bactéridie charbonneuse, les produits sécrétés par le premier jouaient un rôle important, nous avons essayé de savoir quels sont, parmi ces produits, ceux qui ont l'action la plus prononcée. En expérimentant, soit avec les parties solubles dans l'alcool, soit avec les parties insolubles, soit encore avec celles qu'on obtient par la distil-

lation, nous avons reconnu que le maximum d'action appartient aux substances que l'alcool dissout et enlève aux liquides de culture du Bacille pyocyanique.

71. — Sur une nouvelle Bactériacée marine, le Streblotrichia Bornetii (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1er mars 1890).

Je décris un organisme encore inconnu, trouvé dans la mer sur les rochers. Il se présente sous forme de zooglées atteignant parfois la grosseur d'une tête d'épingle. Ces masses zoogléiques, fixées, se composent de filaments indéfiniment longs, rectilignes à la base, puis incurvés, tortillés et pelotonnés en tous sens, et régulièrement articulés. L'organisme qui les forme se distingue des Nostocs et des Rivulaires; il doit constituer un genre nouveau, car aucune Bactériacée marine ne présente de semblables caractères.

72. — Un nouveau microbe chromogène, le Bacillus Chlororaphis (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 22 décembre 1894); en collaboration avec M. Sauvageau.

En isolant l'*Isaria densa* sur des Vers blancs, nous avons recueilli un microbe, incolore par lui-même, mais doué de la propriété de fournir, dans divers milieux de culture, une matière colorante cristallisée en aiguilles d'une belle couleur verte. Ces aiguilles, longues et fines, apparaissent toujours groupées en faisceaux ou rayonnent autour d'un centre commun. La matière qui les forme a des propriétés basiques; elle donne un sel bleu avec l'acide chlorhydrique et un sel vert pâle avec l'acide azotique; ses réactions la distinguent des dérivés connus des matières albuminoïdes. Elle diffère de toutes les substances colorantes que l'on avait rencontrées auparavant dans les cultures microbiennes.

73. — Classification des Bactéries (Lyon, 1884, parue aussi dans l'ouvrage de M. le professeur Arloing, intitulé *les Virus*).

Cette classification est fondée en premier lieu sur la considération des spores, qui permettent de distinguer deux tribus principales : les *arthrosporées*

et les *endosporées*. La direction du cloisonnement intervient ensuite pour distinguer les sous-tribus. La forme et la longueur des cellules, la présence ou l'absence d'une gangue gélatineuse, permettent de caractériser les genres.

Presque en même temps, le professeur de Bary publiait une méthode de classification qui repose sur les mêmes principes.

74. — **Sur la morphologie du microbe de M. Ferran** (inséré dans le *Rapport sur les essais de vaccination cholérique entrepris en Espagne*, par M. le Dr Ferran, présenté au Ministre du commerce et à l'Académie de Médecine, par M. le professeur Brouardel, juillet 1885).

La Mission française envoyée en Espagne pour étudier les inoculations anticholériques du Dr Ferran, ayant cru devoir consulter un botaniste sur la valeur de la description morphologique que ce médecin avait donnée de son microbe, j'ai exposé les raisons pour lesquelles il y avait lieu de faire les plus expresses réserves. Ma note se terminait par ces mots : « Il est évident que M. Ferran a eu sous les yeux des organismes ou des éléments tout à fait disparates, sans relations fixes les uns avec les autres, observés à l'aide de procédés techniques défectueux et qu'on ne peut rapporter à aucun type connu en histoire naturelle. »

Les mêmes critiques s'élevèrent bientôt après de divers côtés, et l'on sait quel a été le résultat des tentatives du médecin espagnol.



CHAPITRE IX

TRAVAUX DIVERS

75. — **Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles** (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 28 juillet 1882) ; en collaboration avec M. Ph. Van Tieghem.

Les botanistes qui avaient étudié la chute des feuilles ne l'avaient observée que vers l'époque où elle a lieu, en automne. Or, une partie des phénomènes qui la précèdent étaient restés inaperçus ; parfois, en effet, il faut examiner dès le mois de juin les feuilles qui ne tombent qu'en septembre.

Il y a deux points à considérer dans cette étude : le mécanisme qui produit la chute de la feuille et le mode de cicatrisation de la plaie. C'est chez les feuilles composées que les phénomènes sont les plus compliqués, et il faut distinguer deux cas pour la cicatrisation, selon qu'il s'agit de la chute des folioles ou de celle du pétiole principal qui les porte. Nécessaire pour la protection de la tige dans le second cas, la cicatrisation est inutile dans le premier, et de fait elle ne se produit pas. La chute est due à la formation d'une couche séparatrice spéciale : pour les folioles, cette couche naît peu de temps avant la chute ; pour le pétiole principal, elle se prépare parfois plusieurs mois avant (quatre mois dans le *Gymnocladus*) ; la couche subéreuse destinée à cicatriser la plaie est encore plus précoce ; elle n'a plus qu'à s'achever quand la feuille tombe.

76. — **Examen du Chêne gigantesque de la Balme** (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 1885)

77. — Etude histotaxique de quelques espèces de Chênes (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 1885).

A l'occasion de la découverte, dans le lit du Rhône, d'un Chêne énorme, resté enfoui depuis un temps immémorial, je montre qu'il existe dans les éléments du bois des différences anatomiques qui peuvent servir à la distinction de certaines espèces de Chênes, en l'absence des caractères tirés de la morphologie externe.

78 — Sur un nouvel Æcidium parasite du Villarsia nymphæoides (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 1884).

Les feuilles flottantes du *Villarsia* peuvent être attaquées sur toute leur face supérieure par un *Æcidium*, qui est certainement le plus gros que l'on ait observé, car les taches rougeâtres qui le forment ont souvent plus d'un centimètre de diamètre. Les autres phases de l'évolution de cette Urédinée paraissent s'accomplir sur le *Bromus*.

79. — Sur une maladie des feuilles des Imantophyllum (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 4e année, p. 18, 1886).

J'appelle l'attention sur une maladie qui débute par les stomates, sur les feuilles des *Imantophyllum*, et envahit le parenchyme en produisant des taches rougeâtres.

80. — Sur des Orchis hybrides découvertes à Fontainebleau; avec M. Luizet (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 14 juin 1889).

Nous signalons deux curieux spécimens d'hybridation de l'*Aceras anthropophora* par *Orchis militaris*, différents de la plante décrite par Weddell, dans *Flore de France* de Grenier et Godron, sous le nom de l'*Aceras anthropophoro-militaris*.

81. — Sur quelques propriétés chimiques de la myrosine (*Bulletin de la Société Botanique de France*, 8 juin 1894).

Dans ce travail, j'étudie l'influence exercée sur la myrosine par les agents tels que la chaleur, l'acide salicylique, le tanin, le chloral, l'alun, etc.

Au cours de mes recherches sur la localisation de ce ferment, j'avais observé que certains tissus, tels que le tégument externe de la graine chez diverses Crucifères et chez les Papayers, sont abondamment pourvus de myrosine. On peut l'en extraire dans un état de pureté beaucoup plus grand que par les procédés employés antérieurement. Le pouvoir ferment de la myrosine, soumise à l'influence des agents en question, était apprécié par la décomposition plus ou moins marquée qu'elle exerce sur le myronate de potassium. En comparant, dans les mêmes conditions, la myrosine à la diastase du malt, à l'invertine ou à l'émulsine, j'ai constaté que c'est de la première qu'elle se rapproche le plus.

82. — Sur la physiologie de la germination (*Association française pour l'avancement des Sciences*, Besançon, 1893).

Avec Nægeli, les physiologistes admettent que, pendant la germination des graines, telles que celles de la Moutarde noire, qui contiennent un ferment et un glucoside, celui-ci subit la même décomposition que par l'action de l'eau sur la graine pulvérisée. L'embryon en voie d'accroissement pourrait ainsi utiliser le glucose qui résulte du dédoublement du myronate de potassium. Un phénomène analogue se produirait dans les amandes amères en germination. En même temps que le glucose, il se formerait, dans le premier cas, de l'essence de moutarde, et, dans le second, de l'acide cyanhydrique. Nægeli dit avoir constaté la présence de l'essence de moutarde à toutes les périodes de la germination. On sait pourtant que cette essence, de même que l'acide cyanhydrique, exerce une influence nuisible sur le protoplasme.

Par des expériences variées, que je crois à l'abri de toute cause d'erreur, j'ai reconnu, au contraire, qu'il n'y a pas trace d'essence de moutarde libre dans

les graines en germination; bien plus, dans une atmosphère contenant des vapeurs de ce corps, la germination est retardée d'une façon notable. La décomposition du glucoside, dans la graine qui germe, est plus profonde que dans les conditions ordinaires où l'on soumet, en dehors de la plante, ce composé à l'action de la myrosine.

Autres publications :

83. — **Étude sur la pathogénie de quelques douleurs osseuses** (*Archives générales de Médecine*, 1883); en collaboration avec M. le Dr Charrin.

84. — **Les phénomènes morphologiques de la fécondation chez les plantes phanérogames** (*Revue générale des Sciences*, 15 juillet 1890).

85. — **Aperçu sur l'organisation générale des Bactéries** (*Traité de Médecine*, publié sous la direction de MM. Bouchard et Charcot, 1891).

86. — **Morphologie et biologie générales des Bactéries** (*Traité de Pathologie générale* de M. Bouchard, 1894).

87. — **L'espèce et le polymorphisme en Bactériologie** (*Revue générale des Sciences*, 30 novembre 1894).

88. — **Guide de l'Étudiant au Jardin botanique de l'École supérieure de Pharmacie de Paris.** Avec les caractères des familles végétales; un petit volume in-8, 1890.

LISTE CHRONOLOGIQUE

DES

NOTES ET MÉMOIRES

1880

Sur la pluralité des noyaux dans le suspenseur embryonnaire de quelques plantes (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVII, p. 194).

Sur le suspenseur embryonnaire des Légumineuses (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVII, p. 253).

Sur la structure et fonctions du suspenseur embryonnaire chez quelques Légumineuses (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, tome XCI, p. 546).

1881

Sur la polyembryonie chez quelques Mimosées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVIII, p. 177).

Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVIII, p. 197).

Sur l'embryogénie du genre Lupinus (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVIII, p. 251).

Sur les noyaux des cellules du tissu sécréteur (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXVIII, p. 332).

1882

Recherches d'embryogénie végétale comparée (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, tome XII, p. 1); thèse pour le Doctorat ès sciences naturelles.

Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, tome XIII, p. 136; et *Revue des Sciences naturelles de Montpellier*); thèse pour le Diplôme de pharmacien de 1re classe.

Observations sur le mécanisme de la chute des feuilles; en collaboration avec M. Van Tieghem (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome, XXIX p. 312).

1883

Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, tome XIV, p. 26).

Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome XCVII, p. 646).

1884

Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, tome XVII, p. 5).

Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXI, p. 324; *Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 2e année, p. 52).

Classification des Bactéries (*Lyon*, Pitrat, imp., et Arloing : *les Virus*).

Sur un nouvel Æcidium parasite du Villarsia nymphæoides (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 3e année, p. 66).

1885

Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, tome XX, p. 310).

Sur la division des cellules dans les tissus végétaux d'origine pathologique (in *la Prolifération cellulaire*, thèse d'agrégation près les Facultés de Médecine, par M. Gilis, p. 63).

Examen du Chêne gigantesque de la Balme (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 3ᵉ année, p. 28).

Etude histotaxique de quelques espèces de Chênes (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 3ᵉ année, p. 32).

Sur quelques hybrides de Narcisses (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 3ᵉ année, p. 75).

Observations sur les Santalacées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7ᵉ série, tome II, p. 180).

1886

Une maladie des feuilles des Imantophyllum (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 4ᵉ année, p. 18).

Observations sur l'ovule et la fécondation des Cactées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIII, p. 276).

Sur quelques phénomènes de la division du noyau (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CII, p. 1036).

Sur une modification du tissu sécréteur du fruit de la Vanille (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIII, p. 548).

Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CIII, p. 219).

Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7ᵉ série, tome IV, p. 202).

Sur les organes reproducteurs des hybrides végétaux (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CIII, p. 769).

1887

Observations sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux (*Bulletin de la Société Botanique de Lyon*, 4ᵉ année, p. 66).

Observations sur une note de M. Degagny (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIV, p. 372).

Quelques remarques au sujet d'un récent travail de MM. Ed. Van Beneden et Van Neyt sur l'Ascaris megalocephala (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIV, p. 451).

Sur les variations morphologiques des microbes; en collaboration avec M. le Dr Charrin (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CV, p. 1192).

1888

Sur la présence de réservoirs à gomme chez les Rhamnées; en collaboration avec M. Colin (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXV, p. 325).

1889

Sur la formation des anthérozoïdes des Characées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CVIII, p. 71).

Sur la formation des anthérozoïdes des Hépatiques, des Mousses et des Fougères (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CVIII, p. 463).

Sur le développement et la constitution des anthérozoïdes des Fucacées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CVIII, p. 577).

Développement et constitution des anthérozoïdes (*Revue générale de Botanique*, tome I, p. 65, 136, 175).

Action du Bacille pyocyanique sur la Bactéridie charbonneuse; en collaboration avec M. le Dr Charrin (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CVIII, p. 764).

Observations sur la structure et la division du noyau dans le pollen des Cycadées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXVI, p. 206).

Sur des Orchis hybrides découverts à Fontainebleau; avec M. Luizet (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXVI, p. 314).

Sur les anthérozoïdes des Marsiliacées et des Equisétacées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXVI, p. 378).

Observations sur le pollen des Cycadées (*Journal de Botanique*, tome III, p. 222, 229).

Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation (*Bulletin de la Société Botanique de France; Actes du Congrès Botanique de* 1889, p. C).

1890

Réponse à M. Van Beneden fils, au sujet de ses découvertes sur la division nucléaire (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9ᵉ série, tome II, p. 7).

Réponse à la dernière Note de M. Van Beneden fils (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9ᵉ série, tome II, p. 115).

Sur la localisation, dans les plantes, des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CX, p. 477).

Localisation, dans les amandes et le Laurier-cerise, des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9ᵉ série, tome II, p. 55).

Mémoire sur la localisation dans les amandes et le Laurier-cerise des principes qui fournissent l'acide cyanhydrique (*Journal de Botanique*, tome IV, p. 3, 21; — *Journal de Pharmacie et de Chimie*, 5ᵉ série, tome XXI, p. 233, 289).

Sur une nouvelle Bactériacée marine, le Streblotrichia Bornetii (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9ᵉ série, tome II, p. 124).

Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CX, p. 590).

Sur le mode d'union des noyaux sexuels dans l'acte de la fécondation (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CX, p. 726).

Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurées des Crucifères (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome III, p. 289; — et *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9ᵉ série, tome II, p. 488).

Sur la localisation des principes actifs dans la graine des Crucifères (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome III, p. 920).

Recherches sur la localisation des principes actifs des Crucifères (*Journal de Botanique*, tome IV, p. 385, 412, 435).

1891

Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXII, p. 539; — *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome III, p. 182).

Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXII, p. 1074; — *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome III, p. 359).

Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXII, p. 1320; — *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome III, p. 467).

Nouvelles études sur la fécondation; comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7e série, tome XIV, p. 163). Mémoire couronné par l'Institut; prix Bordin.

Action des toxines sur un microbe; en collaboration avec M. le Dr Charrin (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome III, p. 595).

1892

Remarques sur une communication de M. Fayod (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome IV, p. 1).

Remarques au sujet de la seconde note de M. Fayod sur la structure du protoplasme (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 9e série, tome IV, p. 62).

Sur l'appareil mucifère des Laminaires (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXIV, p. 139).

Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 7e série, tome XV, p. 1).

Sur l'appareil sécréteur des Copaifera (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXV, p. 673).

L'appareil sécréteur des Copaifera (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIX, p. 233).

Sur la structure et le développement du tégument séminal chez les Crucifères (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XXXIX, p. 392).

1893

Sur l'origine et la structure du tégument séminal chez les Capparidées, Résédacées, Hypéricacées, Balsaminées, Linacées (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XL, p. 56).

Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journal de Botanique*, tome VII, p. 1, 21, 57, 97, 141, 205, 241, 282, 303).

Sur la physiologie de la germination (*Association française pour l'Avancement des Sciences*, session de Besançon).

Sur la localisation des principes actifs chez les Capparidées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXVII, p. 493).

Sur la localisation des principes actifs chez les Tropéolées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXVII, p. 587).

Sur la localisation des principes actifs chez les Limnanthées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXVII, p. 751).

Sur la localisation des principes actifs chez les Résédacées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXVII, p. 861).

1894

Sur certains principes actifs chez les Papayacées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CXVIII, p. 545).

Recherches sur la structure et la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résédacées (*Journal de Botanique*, tome VII, p. 345, 393, 417, 444).

Recherches sur certains principes actifs encore inconnus chez les Papayacées (*Journal de Botanique*, tome VIII, p. 67, 85).

Sur quelques propriétés chimiques de la myrosine (*Bulletin de la Société Botanique de France*, tome XLI, p. 418).

Sur l'origine des sphères directrices (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, tome CIX, p. 300).

Sur l'existence et la localisation de l'émulsine dans les plantes du genre Manihot (*Association française pour l'Avancement des Sciences*, session de Caen ; et *Bulletin de la Société Botanique de France*, session extraordinaire de Suisse).

Les sphères directrices dans le Tilopteris Mertensii (*Bulletin de la Société Botanique de France*, session extraordinaire de Suisse).

Un nouveau microbe chromogène, le Bacillus Chlororaphis; en collaboration avec M. Sauvageau (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 10e série, t. I, p. 821).

30331. — IMPRIMERIE GÉNÉRALE LAHURE
9, rue de Fleurus, Paris.